FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

59.06(43)
ct

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

ZWEITER BAND.

MIT 41 TAFELN UND 10 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1876.

'05. 21163. Aug 18.

Inhalt des zweiten Bandes.

Erstes Heft.

Seite

Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Von Dr. G. Born. (Mit Taf. I.) . . 1

Tethys. Ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden. Von Dr. Hermann von Jhering. (Mit Taf. II.) 27

Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Von Richard Hertwig. (Mit Taf. III.) 63

Mittheilungen über Coelenteraten. Von G. von Koch. (Mit Taf. IV.) . . 83

Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Von Dr. W. Rolph. (Mit Taf. V—VII und 9 Holzschnitten.) 87

Zweites Heft.

Ueber den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Von Dr. F. Leydig. (Mit Taf. VIII—XI.) 165

Ueber den Klappenapparat im Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden. Von Dr. med. Phil. Stöhr. (Mit Taf. XII und XIII.) 197

Ueber den Ausschluss des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes. Von C. Gegenbaur. (Mit Taf. XIV.) 229

Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Asterien und Ophiuren. Von Wichard Lange. (Mit Taf. XV—XVII.) 241

Drittes Heft.

Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Von Dr. Fr. Leydig. (Mit Taf. XVIII—XXI.) 287

Ueber die Metamorphose des Echiurus. Von Prof. Dr. W. Salensky. (Mit Taf. XXII.) 319

Ueber das Hautskelet der Fische. Von Oscar Hertwig. (Mit Taf. XXIII—XXVIII.) 328

Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Von C. Gegenbaur. 396

Seite

Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Von Dr. R. Wiedersheim. (Mit Taf. XXIX.) 421

Bemerkungen über den Canalis Fallopii. Von C. Gegenbaur 435

Ein neues Compressorium. Von Herrmann Fol. (Mit 1 Holzschnitt.) . . 440

Eine Einbettungsmasse. Von Dr. E. Calberla 445

Viertes Heft.

Die fossilen Wirbel. Morphologische Studie. Von C. Hasse. (Mit Tafel XXX und XXXI.) 449

Entwickelungsgeschichte der Atrioventricularklappen. Von Dr. A. C. Bernays. (Mit Taf. XXXII und XXXIII.) 478

Ueber die Schläfenlinien und den Scheitelkamm an den Schädeln der Affen. Von Dr. Gustav Joseph. (Mit Taf. XXXIV.) 519

Ueber die Furchung und Keimblätterbildung bei Calyptraea. Von Ant. Stecker. (Mit Taf. XXXV und XXXVI.) 535

Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens. Von Prof. A. Rauber. (Mit Taf. XXXVII und XXXVIII.) . 550

Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Von Dr. G. Born. (Mit Taf. XXXIX—XLI.) 577

Berichtigung.

S. 450 Zeile 13 hinter Individuen fehlt: »verschieden ist«.

Zum Carpus und Tarsus der Saurier.

Von

Dr. G. Born.

Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.

Mit Tafel I.

Die Anregung zu den Untersuchungen, deren Resultate in diesem Aufsatze niedergelegt sind, hat das umfassende Werk Gegenbaur's über den »Carpus und Tarsus« der Wirbelthiere gegeben. Mein Bemühen ging im Anfange nur dahin, durch genaue Durchforschung der embryonalen Anlagen der Extremitäten mittelst Zerlegung derselben in zusammenhängende Serien mikroskopischer Schnitte sicherere Anhaltspuncte für die Beurtheilung der phylogenetischen Entwicklung des Baues der fraglichen Theile zu gewinnen. erst allmählich stellte es sich heraus, dass auch eine erneute Bearbeitung des Tarsus- und Carpusskelets erwachsener Saurier bemerkenswerthe Resultate gewähre. Die Methode der Untersuchung war je nach Grösse und Beschaffenheit der Objecte verschieden: einmal Präparation mit oder ohne Loupe, mit oder ohne nachträgliche mikroskopische Bearbeitung der einzelnen Theile: dann Zerlegung des ganzen Stückes in eine Reihe auf einander folgender, mikroskopischer Schnitte in der Weise, wie ich es näher in meiner Arbeit über die sechste Zehe der Anuren (dieses Jahrbuch B. I. H. 3. angegeben habe. Statt der dort ausschliesslich benutzten Einbettung in Transparentseife, verfahre ich jetzt nach dem Vorschlage meines Collegen Weigert mitunter einfacher so, dass ich die entkalkte, und durch Einbinden

zwischen gehärtete Leberstücke in Plattenform gebrachte Extremität mit Gummi auf einem zweckmässig zugeschnittenen Kork festklebe und dann auf einem LEYSER'schen Mikrotome Schnitt für Schnitt von derselben abhebe.

Der Carpus der fünfzehigen Saurier besteht, wie GEGENBAUR l. c. ausführt, allgemein aus acht Stücken, von denen zwei vergl. Fig. I, als Ulnare *u* und Radiale *r* bezeichnete, den Vorderarmknochen und dem Zwischenknochenraum gegenüberliegen, während ein Drittes, das Centrale *c*) von der distalen Seite her keilförmig zwischen diese beiden eingeschoben ist. Fingerwärts umgeben das *c* vier Träger von Metacarpalien (C_1 $_4$), während C_5 nicht mehr das *c* erreicht. Ausserdem existirt noch ein ulnares Accessorium *s*. Ein Stück, das dem Intermedium der Urodelen entspräche, konnte GEGENBAUR auch bei Embryonen von Lacerta nicht auffinden. In Bezug auf diesen letzten Punct waren meine Forschungen von glücklicheren Resultaten gekrönt. Schon bei vier Cm. langen, also dem Ausschlüpfen nahen Embryonen von Lacerta agilis, die ich in der hiesigen Sammlung vorfand, stiess ich auf eine knorplige Anlage, die ich nur als ein echtes Intermedium deuten konnte; Controll-Untersuchungen an ausgewachsenen Thieren überzeugten mich aber bald, dass das fragliche Stück keineswegs, wie ich anfänglich glaubte, zu den vergänglichen Bildungen gehöre, die schon während der Ontogenese als individuelle Theile untergehen, wie z. B. nach ROSENBERG die Carpalien der zweiten Reihe bei den Vögeln, sondern dass dasselbe ganz constant auch im höheren Alter angetroffen würde. Bei Lacerta agilis (Fig. I.) findet man in der Ecke, mit welcher die zusammenstossenden Kanten des *u*, *c*, *r* den Zwischenknochenraum abschliessen, in einem Bande, das von *r* zur Ulna geht, in schiefer Richtung einen länglich ovalen, hyalinen Knorpel gelagert (Fig. I *i*, der mit seinem distalen Ende in der erwähnten Ecke den drei Knochen gegenüberliegt, in seiner Länge aber in einiger Entfernung, schief proximal- und ulnarwärts aufsteigend, neben der etwas ausgehöhlten Fläche hinzieht, die das *u* dem Zwischenknochenraum zuwendet; vom *u* wird der Knorpel ganz constant durch ein zwischen beiden hindurchgehendes Gefäss getrennt (Fig. I *g*). Während bei Lacerta agilis dies Stück knorplig bleibt und so in Bandmasse eingehüllt ist, dass es nicht direct am Gelenk zwischen den Carpalien der ersten Reihe Theil nimmt, verknöchert es bei Lacerta muralis (*Merr.*) in der Weise, wie Fig. II zeigt, besitzt eine dem *u* zugewandte Gelenkfläche und ist auch etwas grösser, als bei der ersten Art. Die Deu-

tung dieses Stückes als ein freilich verkleinertes und wohl auch für die Mechanik des Carpus ziemlich bedeutungslos gewordenes Intermedium ist leicht durchzuführen. Seine Lage ist eine ganz characteristische: zwischen ulnare und radiale von der proximalen Seite her eingeschoben steht es noch dem centrale gegenüber und reicht tief in den Zwischenknochenraum hinein. Weiterhin geht bei allen Urodelen, selbst bei Salamandra maculata und bei einzelnen Tritonen, wo das *i* mit dem *u* verschmilzt, ein Gefäss zwischen beiden hindurch — ein Verhältniss, auf welches GEGENBAUR nicht aufmerksam macht: — demselben Gefässe begegnen wir constant zwischen *u* und *i* der Saurier. — Ein, wie bei diesen beiden Arten von Lacerta gelegenes *i* fand ich ausserdem noch durch Präparation bei Lacerta ocellata Daud. : Tejus Tejuexin (*L.*, Ameiva vulgaris Licht.) und in der Schnittserie des Carpus eines Embryos, der in hiesiger Sammlung als Lacerta monitor aufgeführt war: dagegen vermisste ich es bei allen daraufhin untersuchten Ascalaboten (Platydactylus muralis (Dum.) Hemidactylus verrucatus (Cuv. und marginatus), ebenso bei Scincus officinalis Laur., Varanus niloticus (D. B. und Iguana tuberculata Laur.) und endlich auch bei Chamaeleo vulgaris Daud.). Wenn man in Ueberlegung zieht, welche Umstände wohl bei den Sauriern gegenüber den Urodelen und Cheloniern theils zu einer erheblichen Reduction, theils zum vollständigen Verschwinden des *i* geführt haben mögen, so fällt bei Vergleichung der im GEGENBAUR'schen Werke gegebenen Abbildungen der vorderen Extremitäten von Repräsentanten dieser Familien sogleich ein Umstand ins Auge, der die Urodelen und Chelonier, welche ein grosses und den beiden Vorderarmknochen angelagertes *i* besitzen, von den Sauriern leicht unterscheidet. Bei jenen sind nämlich die distalen Enden der Ulna und des Radius beinahe bis zur Berührung genähert, bei den Sauriern haben sie sich sehr weit von einander entfernt: dadurch hat sich wahrscheinlich die Berührung zwischen dem *i* und den Vorderarmknochen gelöst, den Schluss des Gewölbes, das die erste Reihe der Handwurzelknochen bildet, hat allmählich statt des durch Verlust seiner Unterlagen dazu untauglich gewordenen *i* das sich so characteristisch für die Saurier zwischen *u* und *r* keilförmig vorschiebende *c* übernommen, und das so ausser Function gesetzte *i* ist theils rückgebildet, theils ganz geschwunden. Natürlich kann man sich den Process auch mit Vergrösserung und Verbreiterung des *u* und *r* beginnend denken, wo dann das Auseinanderrücken der distalen Enden der Vorderarmknochen erst als ein secundärer Vorgang erschiene. jedenfalls wird aber der Zusam-

menhang dieser Thatsachen mit der Rückbildung des *i* einleuchtend sein. Während ich abgesehen von dem Funde des *i* mit der GEGENBAUR'schen Darstellung und Deutung des Carpus der Saurier ganz übereinstimme, kann ich nicht das Gleiche von der von ihm wohl blos nach den Angaben der Autoren reproducirten Schilderung des Carpus der Chamaeleonten sagen. Dieselbe ist so abweichend von meinem Befunde, den ich sowohl aus mehreren Schnittserien wie durch wiederholte Präparation übereinstimmend gewonnen habe, dass ich zu der Annahme gedrängt werde, alle bisherigen Darstellungen seien nur von der Betrachtung trockener Skelete ausgegangen mit gänzlicher Vernachlässigung der Rectificirung durch eigene Präparation. Die Betrachtung der Abbildung, welche OWEN On the Anatomy of Vertebr. I. p. 175 [1]) von den Knochen der vorderen Extremität eines Chamaeleon gibt, bestärkt mich in dieser Vermuthung. Der Carpus der Chamaeleonten soll eine ganz andere Beschaffenheit haben, als der der übrigen Saurier. GEGENBAUR beschreibt ein *u* und *r*, die dicht aneinander gerückt gegen das unter ihnen liegende *c* eine, die gelenkkopfartige Wölbung desselben aufnehmende Vertiefung bilden: an das *c* stossen dann fünf sehr gleichartige, nach Form und Structur Metacarpalien ähnliche Carpalia, die aber vielleicht Carpalia plus Metacarpalia repräsentiren. Verwirft man diese Unterstellung, so muss man zugeben, dass die Chamaeleonten eine Ausnahme von der unter den Sauriern sonst bewährten Gleichmässigkeit der Phalangenzahl machen. So die von GEGENBAUR wiedergegebene Darstellung. — Ich finde (Fig. III) ein *u*, das durchaus dem der übrigen Saurier ähnelt; es sitzt mit einer ziemlich tiefen Pfanne dem Kopfe der Ulna auf, seine distale Fläche ist ebenfalls ausgehöhlt, radialwärts zeigt es zwei unter einem Winkel zusammenstossende Flächen, mit der einen stösst es breit an das *r* — bei Lacerta stehen sich ebendaselbst nur zwei Kanten gegenüber — mit der andern grenzt es an ein deutliches, characteristisch keilförmiges, freilich nur knorpliges *c*, das man nicht nur auf den Schnitten constatiren kann, sondern dessen viereckige Endfläche auch leicht als Grund der Pfanne, die es mit dem *u* und *r* zusammen bildet, gesehen wird, wenn man das Gelenk vom dorsum her öffnet und unter Wasser genauer betrachtet. Das *r* wendet, wie bei den übrigen Sauriern dem Radius einen Gelenkkopf zu, dem »processus styloideus« desselben eine entsprechende Aushöhlung: dasselbe betheiligt sich nur zum kleinern

[1]) Das Original davon findet sich CUVIER, Rech. s. l. Oss. foss. pl. 245 Fig. 51.

Theile an der Bildung der Grube für den convexen Gelenkkörper, den die Carpalien der zweiten Reihe darstellen. Von diesen, die wohl zusammen das Centrale der Autoren ausmachen, sind drei nachweisbar. Nur das Mittelste, vielmal grösste, ist im Innern von Markräumen und Knochenbälkchen durchsetzt, die andern beiden sind knorplig (aber verkalkt). Sein mächtiger proximaler Kopf füllt zum grössten Theile die Pfanne, die zusammen *a*, *r* und *c* bilden, aus, es ist seinem radialen Nachbar grösstentheils durch Gelenk, dem ulnaren durch Bindegewebe verbunden und trägt auf seiner winklig gebogenen, facettirten distalen Gelenkfläche die Basen des III. und IV. und Theile der Basen des II. und V. Metacarpale. Das radialwärts an dasselbe angelegte Carpale ist ein platter Knorpel, der mit den breiten Flächen dem vorigen und dem Metacarpale$_{I}$ anliegt, und mit schmalen an das *r* und Metacarpale$_{II}$ grenzt. Es liegt wie das nächste etwas volarwärts neben dem grossen. Das ulnare Carpale zeigt auf den Schnitten dreieckige Form und trägt den grösseren Theil der Basis von Metacarpale$_{V}$. Die fünf Carpalia der Autoren sind eben die wahren Metacarpalia; sie stehen ausser mit den Carpalien auch unter sich mit der Seitenfläche der Basen in Gelenkverbindung. Ein *i* konnte ich nie finden. Zu bestimmen bleibt nur noch, auf welche Metacarpalien die Carpalien der zweiten Reihe zu beziehen sind. Das ulnarste wird leicht als C_5 erkannt, da es nur Metacarpale$_{V}$ berührt. Das am meisten radialwärts gelegene *C* stösst sowohl an Metacarpale$_{I}$ als an $_{II}$, könnte darnach ebenso gut als Carpale$_1$ wie als Carpale$_2$ gedeutet werden. Ich ziehe letztere Annahme vor, weil das fragliche Stück doch mit einer Fläche an Metacarpale$_{I}$ stösst, was C_1 bei den übrigen Sauriern nie thut: während umgekehrt, ebenso wie hier, auch bei den übrigen Sauriern vergl. Fig. I, das einspringende Metacarpale$_{I}$ einer überknorpelten Seitenfläche des Carpale$_2$ anliegt. Darnach wäre bei den Chamaeleonten das auch sonst schon sehr unbedeutende Carpale$_1$ weggefallen. Das mittelste grosse Stück kann entweder dem bei den meisten Sauriern an Grösse bevorzugten Carpale$_1$ allein entsprechen, wo dann Carpale$_3$ verloren gegangen, während die Vergrösserung von Carpale$_1$ soweit fortgeschritten wäre, dass es das benachbarte Metacarpale$_{III}$ mit zu tragen bekommen, oder es entstand, was mir wahrscheinlicher erscheint, da wir sonst gar keine Andeutung für einen Ausfall des Carpale$_3$ besitzen, durch Verschmelzung des Carpale$_3$ mit dem Carpale$_1$. Jedenfalls bilden alle drei bei den Chamaeleonten vorhandenen Carpalia der zweiten Reihe zusammen

mechanisch einen Gelenkkörper, der an seiner distalen über den Rand winklig gebogenen Gelenkfläche die zu zwei (aussen) und drei (innen) componirten Metacarpalien ebenso trägt, wie ein ähnlicher, nur morphologisch anders entstandener Gelenkkörper die Metatarsalien (drei aussen zwei innen) am Fusse. Ich komme darauf bei der Behandlung des Tarsus-Skelets noch einmal zurück. Aus dem Angeführten erhellt, glaube ich, deutlich genug, dass die bisherigen Angaben, welche das Chamaeleon in Bezug auf den Bau seines Carpus weit von den übrigen Sauriern entfernen, im Unrechte sind und dass vielmehr der Carpus der Chamaeleonten nach Form, Zahl und Lagerung der Theile nur in einigen unwesentlichen Puncten, gewissen Reductionen und Verschmelzungen, von dem der übrigen Saurier abweicht.

Der Tarsus der Saurier zeigt nach Gegenbaur vier, mehr oder weniger von einander verschiedene Formen, von denen drei näher zusammengehören, während die vierte, welche den Chamaeleons eigen ist, den übrigen ganz fremd gegenüber stehen soll. Die Angaben über letztere werde ich erst später, wenn ich selbst an diese Gattung herantrete, recapituliren, hier folgt nur ein kurzes Resumé der am angegebenen Orte niedergelegten Darstellung des Tarsus-Baues bei den drei ersten Gruppen. Allen gemeinsam ist nach Gegenbaur einmal ein grosser, in der ersten Reihe des Tarsus gelegener Knochen, ein Calcaneo-Astragalo-Scaphoideum; der allein wie sein Name schon erweist, vier Stücken entsprechen soll; dem mit dem Tibiale verschmolzenen Intermedium Astragalus), dem Fibulare und dem Centrale der Urodelen und Chelonier. Die Trennung in ein grösseres mit der Tibia, und ein kleines mit der Fibula articulirendes Stück wird noch bei Lacerta, Iguana und Platydactylus durch Auftreten getrennter Knochenkerne in den entsprechenden Theilen der gemeinsamen Knorpelanlage angedeutet, auch bei weiterer Entwicklung bleibt zwischen beiden eine scheidende Schicht hyalinen Knorpels, die erst spät durch die Markraumbildung durchbrochen wird, bestehen. Das auch in der Entwicklung nunmehr spurlose Aufgehen des *c* in diesem grossen Stücke der ersten Reihe, erschliesst Gegenbaur einmal aus dem Fehlen eines andern Vertreters dieses Theiles, dann aber auch positiver aus der eigenthümlichen Form des grossen Knochens der ersten Reihe, der genau an der Stelle, welche noch bei den Schildkröten das schon theilweise seiner Selbständigkeit beraubte Centrale einnimmt, einen ansehnlichen Vorsprung besitzt (Vergleiche Gegenbaur Carp. u. Tars. Taf. V. Fig. 4 mit Fig. 1—3), dem bei Schildkröten durch das Centrale ge-

bildetem Vorsprunge ähnlich[1]. Weiter besitzen alle drei Formen ein grosses mit einem nach oben gerichteten Vorsprunge in die vom grossen ersten Tarsusknochen gebildete Vertiefung eingreifendes Cuboid, welches das eigenthümlich gestaltete Metatarsale$_V$ und das Met.$_{IV}$ trägt; ferner ein dem Cuboid tibialwärts angelagertes mehr oder weniger keilförmiges Tarsale$_3$, auf dessen distaler Fläche, der Basis des Keils, das Metatarsale$_{III}$ aufsitzt. Soweit reicht die Uebereinstimmung, im Uebrigen gehen nach GEGENBAUR folgende drei Gruppen: Lacerten, Leguane, Ascalaboten scharf auseinander. Bei den ersten springen »die Basen der zwei ersten Metatarsalien plötzlich weit in das durch die beiden vorerwähnten Stücke abgegrenzte Tarsusgebiet ein, so dass die ganze tibiale Aussenseite des Tarsale$_3$ von dem Metatarsale$_{II}$ eingenommen wird«. Bei Lacerta und Lygosoma stossen diese Metatarsalien unmittelbar an den *As* an ohne dass Bandmasse oder Knorpelreste Andeutungen über den Verbleib des bezüglichen Tarsus-Abschnittes T_1 und T_2 gewährten. Dagegen findet sich an dem Basalstücke des Met.$_{II}$ bei jüngeren Eidechsen ein besonderer Knochenkern »der sich genau so verhält, wie ein am Tarsale$_3$ befindlicher. Das knorplige Basalende des Metatarsale$_{II}$[2] zeigt zugleich in der Stellung seiner Knorpelzellen in einer mit der metatarsalen Endfläche des Tarsale$_3$ zusammenfallenden Ebene, dass es ein nicht ursprünglich dem übrigen Theile des bezüglichen Metatarsale zugehöriges Gebilde ist. Jener Knochenkern bleibt lange Zeit selbständig. Von ihm geht auch die Bildung eigener Markräume aus und erst bei alten Individuen fliessen diese mit dem grossen Raume des Mittelstückes zusammen. Am Metatarsale$_I$ ist der Vorgang zwar ein ähnlicher, aber es findet schon sehr früh eine Vereinigung beider Theile statt.« Aus diesem Befunde zugleich mit Rücksicht auf das eigenthümliche Einspringen der ersten beiden Metatarsalien in den Tarsus schliesst GEGENBAUR, dass bei den Lacerten die beiden ersten Tarsalien schon sehr frühe (phylogenetisch) mit den entsprechenden Metatarsalien vereinigt seien und dass sich als einzige Andeutung dieses Vorganges in der Ontogenese die ungewöhnliche Ausbildung und lange erhaltene selbständige Verknöcherung der proximalen Epiphyse namentlich des Metatarsale$_{II}$ erhalten habe.

Bei den Leguanen dagegen sollen die Basalflächen des ersten

[1] Ich werde künftig der Kürze wegen den fibularen Antheil des grossen Knochens der ersten Reihe blos mit *F* Fibulare, und den tibialen mit *As*, Astragalus, den ganzen Knochen aber mit *AsF* bezeichnen.

[2] Bei GEGENBAUR steht hier durch einen Druckfehler M$_{III}$ statt M$_{II}$.

bis vierten Metatarsale in einer Ebene liegen. Metatarsale I und II aber lassen von dieser Fläche aus je eine mächtige Bandmasse ausgehen, die mit einer gleichen, von der Spitze des Tarsale 3 entspringenden zusammen am *As* inseriren. »Es füllt dieser Apparat den Raum aus, der zwischen den Basen der ersten Metatarsalien und dem *As* gegeben ist, welchen wir bei Lacerta durch die einspringenden Metatarsalien eingenommen sahen«. Auf Durchschnitten untersucht ergibt sich, dass das vom Metatarsale II entspringende konische Ligament im Innern ein Knorpelstück enthält, welches mit dem Tarsale 3 in gleicher Reihe gelagert ist. Bei Draco findet sich eine ähnliche Anordnung, nur vermisste GEGENBAUR den Knorpelstreif. Darnach wären bei Iguana und Draco die ersten beiden Tarsalien nicht mit den Metatarsalien verschmolzen, sondern in Bänder umgewandelt, von denen eines bei Iguana noch einen Knorpelrest enthielt. Bei den Ascalaboten endlich findet GEGENBAUR ein Tarsalstück, dem die Basis von Metatarsale I und ein Theil der keilförmig zugespitzten Basis von Metatarsale II angefügt ist, GEGENBAUR erachtet es für höchst wahrscheinlich, dass dieses Stück einem Tarsale 1 entspricht, während Tarsale 2 mit seinem Metatarsale, das weiter wie Metatarsale I in den Tarsus einspringt, verschmolzen zu sein scheint. Die Deutung jenes Stückes als ein den übrigen Sauriern fehlendes Centrale erachtet er für weniger begründet.

Meine Befunde weichen von denen GEGENBAUR's in vielen Beziehungen ab, namentlich bin ich genöthigt einen einheitlichen, für alle Saurier gültigen Typus des Tarsusbaues aufzustellen, von dem bei den einzelnen Gattungen nur geringe und unerhebliche Variationen vorkommen und durch welchen mir die Unterschiede, die GEGENBAUR macht, ausgeglichen erscheinen. Ich schliesse hier zunächst die Ascalaboten und Chamaeleon von der Schilderung aus und füge sie erst nachträglich an, aber nur aus dem Grunde, weil mir, wie später verständlich sein wird, die Darstellung so an Fasslichkeit zu gewinnen scheint und betone nochmals, dass der Bau des Tarsus bei diesen Gruppen durchaus derselbe ist, wie bei den übrigen Sauriern.

Aus dem reichen Material, das die Vorräthe des hiesigen Institutes enthalten, habe ich mit freundlicher Erlaubniss des Directors, Herrn Professor HASSE, folgende Saurier-Arten auf den Bau des Tarsus untersuchen können: — Varanus niloticus D. B. — Hydrosaurus marmoratus Wieg. — Lacerta agilis L. — Lacerta muralis Merr. — Lacerta ocellata Daud. — Tejus Tejuexin B. — Ameiva vulgaris Licht. — Scin-

cus officinalis Laur.[1] — Lygosoma smaragdinum — Cyclodus gigas Gray — Uromastix spinipes Merr. — Iguana tuberculata Laur. (ein altes und ein junges Exemplar — Tropidurus torquatus Wied. — Aus der Untersuchung des Tarsus dieser Saurier habe ich mir etwa folgende allgemeine Anschauung vom Bau desselben construirt:

Das *AsF* ist ein abgeplatteter, an den Seitenrändern abgerundeter Knochen (Fig. IV und V *AsF*), etwa doppelt so breit wie hoch und doppelt so hoch wie dick. Stärker auf der dorsalen, schwächer auf der volaren Seite ist durch eine der Längsrichtung der Extremität ziemlich parallel laufende Furche die Entstehung des Knochens aus einem tibialen (*As* und fibularen Theile angedeutet. Jeder dieser beiden Theile trägt eine besondere, dem entsprechenden Vorderarmknochen zugewandte Gelenkfläche, die aber nicht transversal liegt, sondern gegen die Mittellinie der vordern Extremität zu proximalwärts aufsteigt. Die distalen Enden der Vorderarmknochen fassen demnach das *AsF* mehr oder weniger zwischen sich. Zwischen den Gelenkflächen sieht ein Rand des Knochens frei in den Zwischenknochenraum. Diese Anordnung gibt mit einen Beweis dafür ab, dass in dem grossen Knochen der ersten Reihe auch das Intermedium enthalten ist. Die distale Fläche des *AsF* ist von einem meist zusammenhängenden Gelenkknorpel überzogen und zeigt durchgehends ein ganz characteristisches Relief. Der *As* besitzt nämlich einen verschieden hohen Gelenkkopf, dessen Ueberknorpelung am weitesten auf die volare, weniger weit auf die dorsale Seite des Knochens übergreift und welcher an seinem fibularen Abhange eine rundliche rauhe Stelle zum Ansatz später zu erwähnender Bänder zeigt, etwa vom Ansehen der Fossa für das Lig. teres am Kopfe des menschlichen Femur. Neben dem Gelenkkopfe zieht sich, schon zum *F* gehörig, schief von der dorsalen zur volaren Seite eine überknorpelte Walze hin, der übrige Theil der distalen Fläche des Fibulare ist vom Fusse der Walze an eine nach dem Dorsum etwas abschüssige, bei einigen etwas gebogene Knorpelfläche, die durch einen Vorsprung, der sich von der dorsalen Seite des *AsF* erhebt, etwa in der Weise erweitert wird, wie die Gelenkfläche an der obern Seite des menschlichen Calcaneus durch das sustentaculum tali. Das Cuboid, das auf dem

[1] Dieses Thier, sowie den Uromastix und Platydactylus muralis entnahm ich einer werthvollen Collection, die unser Institut der Freundlichkeit des Herrn Dr. Sachs in Cairo verdankt, gern ergreife ich die Gelegenheit diesem eifrigen Förderer der Wissenschaft meinen besondern Dank auszusprechen.

F articulirt, ist an seiner distalen Fläche dem entsprechend geformt; es besitzt eine die Walze umfassende Aushöhlung und greift mit einer vorspringenden Kante in die Vertiefung zwischen Walze und Fläche ein. Die überknorpelte Zehenseite des Cuboid trägt die Basis des Metatarsale IV, an seine fibulare, zugleich volarwärts gewandte Gelenkfläche legt sich das winklig gebogene Metatarsale V an, an die schräge tibiale Fläche grenzt im Gelenk das keilförmige Tarsale 3. Die dorsale Seite ist meist nur ein schmaler Knochenstreif, die volare ist klein und ganz von Band und Sehnenansätzen eingenommen; man bekommt sie schwer zu Gesicht, weil sie von einem hakenförmigen Vorsprung des Metatarsale V verdeckt wird. So wenig sich die Form des Kochens nach dem üblichen Verfahren mit irgend einem mathematischen Körper vergleichen lässt, so ist sie doch bei allen untersuchten Arten sehr ähnlich und sehr characteristisch. Das erwähnte keilförmige Tarsale 3 trägt das Metatarsale von gleicher Zahl. Von seiner Spitze geht ein Band zu der Fovea am Kopfe des *As*, an seine tibiale Seite legt sich die ebensoweit, wie Tarsale 3 proximalwärts in den Tarsus reichende, keilförmige Basis des Metatarsale II, neben dieser aber liegt, wieder bis zu gleicher Höhe, die mehr abgerundet würfelförmige Basis von Metatarsale I. Die einander zugewandten Seitenflächen der Basen dieser Metatarsalia sind ebenfalls überknorpelt. Zwischen Metatarsale I und II und Tarsale 3 einerseits und dem Kopfe des *As* andrerseits ist nun ein eigenthümlicher Bandapparat eingeschaltet, welchen Gegenbaur nur für Iguana und Draco und auch da nicht ganz vollständig beschreibt. Oeffnet man ein Gelenk vom Dorsum her und beugt es über die Vola, so dass es klafft, so übersieht man zunächst drei Bänder; eines geht von der Spitze des Tarsale 3 (B_3 Fig. IV und V) eines von der Basis von Metatarsale II (B_2) und das letzte von der fibularen Ecke der Basis von M_I (B_1) aus; sie steigen Rand an Rand convergirend zu der erwähnten rauhen Stelle am Kopfe des *As* herab und zwar häufig so, dass B_3 und B_1 B_2 am Ansatze verdecken. Wie leicht verständlich, sind diese Bänder bei der normalen, stark dorsalwärts gebeugten Stellung des Fusses nicht so senkrecht gespannt, wie es die Zeichnungen wiedergeben, welche nach Trennung der dorsalen Kapsel und volarer Hyperflexion abgenommen wurden, sondern sind in Wirklichkeit dorsalwärts umgelegt und liegen in einer zur Längsrichtung des Vorderarms beinahe transversalen Ebene. Bei einer erwachsenen Iguana tuberculata waren diese drei Ligamente an den Rändern untereinander verwachsen, bei einer jüngeren (vergl. Fig. V) aber ge-

trennt: bei Varanus niloticus erschienen sie ebenfalls verbunden und der Antheil vom Tarsale$_3$ sehr unbedeutend. Bei weiterer Präparation stellt es sich heraus, dass diese drei Bänder volarwärts noch einen complicirten Bandapparat hinter sich haben, am einfachsten fand ich ihn bei Uromastix, wo nur noch ein Band vom Metatarsale$_1$ entspringend schief hinter den übrigen herablief und neben dem B_3 inserirte, zu ihm trat dann noch ein Verbindungsstrang vom Tarsale$_3$; äusserst verwickelt war die Bandmasse bei Ameiva und Tejus; es hätte keinen Nutzen, dieselbe detaillirt zu beschreiben. Weiterhin fehlt nie ein beinahe kreisförmiger Meniscus, welcher gewöhnlich in der Furche, die am Dorsum den *As* vom *F* scheidet, entsteht und um den Gelenkkopf des *As*, frei auf ihm aufruhend, herumgelegt ist (Fig. IV und V *m*). Auf einem Querschnitt erscheint derselbe von keilförmiger Gestalt, also im Ganzen wie ein Cartilago semilunaris des Kniegelenks; die den kleinern Kreis bildende Schneide des Keils umgibt den Ansatz der oben erwähnten Bänder am *As*, ohne mit ihnen verwachsen zu sein; an dem dickeren Rande des Meniscus inserirt meist ein dreieckiges, von der Tibia absteigendes Band (Fig. IV). Das volare Ende des Meniscus verwächst mit der volaren Kapsel, dem Rande des Tarsale$_3$ und der angrenzenden Theile der Bänder hinter B_3 und B_2 untrennbar zu einer Art Knoten von Bandmasse; ja einzelne seiner Stränge ziehen am Tarsale$_3$ vorbei bis zum Cuboid. Am dicksten war der Meniscus bei Ameiva, am dünnsten, fast nur wie ein starker Rand des oben erwähnten Bandes von der Tibia, bei Varanus, immer war seine volare Hälfte besser ausgebildet, wie die dorsale: bei einzelnen fehlte der dorsale Ansatz am *AsF*. Auf dem Meniscus ruht in der Normalstellung der nicht vom Ansatze des Bandes B_1 angenommene Theil der Grundfläche des Metatarsale$_1$ (Fig. IV ist in dieser Beziehung nicht ganz genau, der Ansatz von B_1 am Metatarsale ist zu breit und das Metatarsale selbst ungünstig gedreht). Erwähnen will ich noch den sehr starken Theil der Kapsel, der auf der volaren Seite diese Bänder verdeckt, derselbe entspringt vom *As*, schleift bei den Bewegungen des Fusses auf der volaren überknorpelten Seite dieses Knochens (siehe oben), zieht am Rande des Meniscus vorüber, ohne mit ihm zu verwachsen, und inserirt an den Basen der ersten beiden Metatarsalien und am Tarsale$_3$, fibularwärts geht derselbe direct in die Sehne eines Muskels über, der von der Fibula entsteht und dessen Sehne am Fibulare und Cuboid angeheftet ist. Die histologische Beschaffenheit dieses Theils der Kapsel wird unten zur Sprache kommen.

Die voranstehende Darstellung vom Bau des Tarsus der Saurier weicht von der Gegenbaur'schen namentlich in folgenden Puncten ab: 1) Bei allen Sauriern springen Metatarsale I und II ebensoweit in den Tarsus ein, wie Tarsale 3; Metatarsale II liegt mit seiner Basis neben demselben; Gegenbaur hat dies für die Leguane geleugnet. 2) Bei allen Sauriern ziehen in gleicher Weise von den Basen des Metatarsale I und II und der Spitze des Tarsale 3 Bänder zum Kopfe des *As*; bei Lacerta und Lygosoma sollten dieselben fehlen; auch sind nicht blos die zuerst nach Oeffnung des Gelenks vom Dorsum her sichtbaren drei Ligamente vorhanden, sondern hinter diesen volarwärts befindet sich noch ein complicirter Bandapparat. 3) Ist immer ein kreisförmiger Meniscus vorhanden, der auf dem Kopfe des *As* um den Ansatz obiger Bänder herumgelegt ist.

Ehe ich weiter gehe, muss ich vorher die Ergebnisse der histologischen Untersuchung der bisher kurzweg als Bänder bezeichneten Theile einschalten, da dieselbe für die Beurtheilung ihres morphologischen Werthes von Wichtigkeit ist. Selbstverständlich war es nicht möglich alle Bänder zu untersuchen, sondern ich hielt mich mit Vorliebe an die der grösseren Thiere.

Die Basis des Keils, den der Meniscus bei Ameiva vulgaris auf dem Querschnitte darstellt, zeigt ein Gewebe, das durchaus dem bekannten und vielbesprochenen »Knorpel« in der Achillessehne des Frosches gleicht. Man sieht an Schnitten, die mit Carmin und Hämatoxylin gefärbt sind, rothe Züge eines kernlosen, fasrigen Bindegewebes, zwischen ihnen dicht bei einander längliche Nester von plattenförmigen Zellen, die in einem homogenen leicht bläulich gefärbtem Zellenleibe einen körnigen, dunkler blauen, ovalen Kern mit Kernkörperchen erkennen lassen. Die Längsrichtung der Nester, in denen auf den ersten Blick Zelle an Zelle — meist hintereinander, weniger nebeneinander — zu liegen scheint, geht von der Basis zur Spitze des keilförmigen Querschnittes, ist also dem Radius des Kreises, den der Meniscus beschreibt, parallel. Die Zellen sind, von der Fläche gesehen, polygonale Platten von 15 — 17 μ Durchmesser, also nicht viel kleiner als die in dem erwähnten Knorpel der Achillessehne des Frosches, enthalten häufig zwei Kerne, oder liegen paarweise gruppirt, wie die des hyalinen Knorpels, und zeigen sich dann als mehr längliche Gebilde. Pinselt man einen feinen Schnitt aus, so erkennt man leicht, dass in der That nicht Zelle an Zelle liegt, sondern dass dieselben durch ein Netzwerk einer structurlosen ganz hellblau gefärbten Zwischensubstanz von einander geschieden sind. Diese

bildet aber keine allseitig geschlossenen Kapseln um die einzelnen Zellen, sondern stellt ein mannigfach durchbrochenes Maschenwerk dar, das sich peripherisch an die Bindegewebsbalken inserirt, übrigens aber von diesen durch die fehlende Structur und ganz andere Färbung leicht unterschieden wird. Ob dieselbe Substanz auch die Bindegewebsbalken »umspinnt«, weiss ich nicht. Die gleich im voraus aufgestellte Uebereinstimmung dieses Gewebes mit dem »Faserknorpel in der Achillessehne des Frosches« wird jedem der diesen selbst untersucht hat und die Bilder und Beschreibungen der Autoren kennt einleuchten, ich glaube ich kann mir auch eine Zeichnung dieser so vielfach abgebildeten Structur ersparen (Vergleiche die Arbeiten von Boll, v. Török u. s. w.). Diese Beschaffenheit besitzt aber nur die Basis des keilförmigen Querschnittes, zur Spitze zu ändert sich das Bild dadurch, dass allmählich an Stelle der länglichen kürzere, spindelförmige Räume treten, deren Längsaxen in wechselnden Richtungen liegen und welche durch sternförmige Ausläufer miteinander in Verbindung zu stehen scheinen. Gefüllt sind dieselben mit den gleichen Zellen, wie die längeren Räume der Basis, sie liegen zu 2—6 dicht an einander gepresst, — nur fällt bald auf, dass die Leiber der Zellen zur Spitze des keilförmigen Querschnittes zu immer kleiner werden, namentlich verschmälern sie sich stark und liegen dann mit den langen Seiten an einander; am nächsten der Spitze sind die Leiber der Zellen kaum noch erkennbar, man sieht nur ein schmiges Gewebe, in dessen engen unregelmässigen und anastomosirenden Spalten Gruppen dunkler Kerne eingesprengt sind. — Die vom Dorsum her oberflächlichen Bänder, welche von der Basis von Metatarsale I und II und vom Tarsale 3 zum *As* ziehen, zeigen sich bei der mikroskopischen Untersuchung aus Zügen parallelfasrigen Bindegewebes zusammengesetzt, zwischen denen in langen Reihen dicht hintereinander schmale, länglich vierseitige kernhaltige Plättchen liegen, ein Bild, das gleich an die Schilderung Ranvier's vom Baue der Sehnen erinnert. Uebrigens bemerkt man bald, dass stellenweise, namentlich an den Rändern der Bänder, die Züge des Bindegewebes weniger parallel und regelmässig, und die Spalten zwischen ihnen breiter, zugleich aber auch die Zellen in ihnen grösser und ansehnlicher werden; solche Partien stimmen ganz mit dem Gewebe am Rande des Meniscus überein. Der Uebergang von der straffen Sehnenstructur zu dieser ist ein ganz allmählicher. Die volarwärts tiefer gelegenen Bänder wurden zusammen mit dem volaren Ende des Meniscus untersucht. es fand sich darin ein »Faserknorpelkern« mit

noch grösseren Zellen und schmäleren Bindegewebsbalken als an der Basis des Querschnittes des Meniscus.

Bei Teju bestanden die ganz ähnlich angeordneten Theile aus mehr schnigem, als faserknorpligem Gewebe.

Bei Iguana tuberculata war nur die volare Hälfte des Meniscus »faserknorplig«, zum Dorsum zu gewann ein schniges Gewebe die Oberhand. Die Bänder B_1, B_2 und B_3 verhielten sich wie bei Ameiva. Ausserdem wurde noch der Theil der Kapsel, der auf der volaren Fläche des *As* schleift, untersucht. er enthielt ebenfalls einen grossen, schönen »Faserknorpelkern«.

Von Uromastix wurden die verschiedenen Bänder am genauesten bearbeitet. Der Meniscus zeigte auf dem Querschnitte an der Peripherie Bindegewebe mit Nestern der bekannten grossen Zellen, im Centrum einen zellenarmen, derbfasrigen Kern. Die drei getrennten, oberflächlichen Bänder von der Basis des Metatarsale I und II und des Tarsale 3 zum *As* bestanden nur aus parallelfasrigem Bindegewebe, mit denselben Reihen viereckiger Plättchen, wie bei Ameiva, nur hier und da ein Ansatz zur Vergrösserung der Zellen; dagegen die beiden volarwärts hinter ihnen gelegenen Bänder siehe oben) enthielten fast nur prachtvollen »Faserknorpel«. Schon bei der Präparation bemerkte ich in dem volaren Theil der Kapsel der auf dem *As* schleift, eine besonders harte Platte; frisch untersucht, so gut sich das eben thun liess, fand ich Knorpel mit hyaliner, zum grössten Theile verkalkter Grundsubstanz und kleinen stark körnigen, meist characteristisch zu zweit angeordneten Zellen, die ganze Platte in eine theils faserknorplige, theils schnige Umgebung eingebettet. Nach der Entkalkung constatirte ich auf Querschnitten direct unter der Oberfläche Knorpel mit rein hyaliner Grundsubstanz, in dieser abgeplattete, mit der breiten Seite zur Gelenkfläche parallel gestellte Zellen. Darauf folgt eine Schicht mit grossen, meist in Gruppen zusammenliegenden Knorpelzellen und einer Grundsubstanz, in der man auch mit starken Vergrösserungen kaum eine Schichtung oder Streifung wahrnimmt, an diese grenzen Markräume mit echter Knochenbildung und noch weiter volarwärts reiht sich wieder hyaliner Knorpel an allen Uebergängen zu dem oft geschilderten Faserknorpel an, der am Ende das Bild abschliesst. Sehr schön ist der allmähliche Uebergang der Gewebsarten nach der Doppelfärbung daran zu sehen, dass die Faserzüge des Bindegewebes roth und die Grundsubstanz des Knorpels blau erscheinen; man kann hier alle möglichen Nuancen nebeneinander beobachten. Uebrigens besitzen die Häufchen der Knorpel-

zellen, die als verschieden grosse, körnige Gebilde mit rundem Kern gesehen werden, meist noch eine besondere Kapsel. — Kapsel der Mutterzelle — die sich dadurch, dass sie reiner blau und vollkommen homogen ist, von der Umgebung unterscheidet. Endlich ergab sich bei weiterer Untersuchung, dass auch die Sehne der Zehenbeuger, die gar nichts mit der Gelenkkapsel zu thun hat, da, wo sie über den Tarsus hinweg gleitet, einen starken »faserknorpligen« Kern im Innern enthält.

Bei Lacerta ocellata besteht der Meniscus aus Faserknorpel, ebenso die tiefen volaren Bänder von den Basen der Metatarsalien. Die Platte im volaren Theile der Kapsel war wieder verkalkt und zeigte ein Gewebe, das in der Mitte zwischen »Faserknorpel« und hyalinem steht; indem die Zellen weniger in grossen Nestern, sondern meist zu zwei und drei in besser abgegrenzten Kapseln zusammenliegen, auch nicht die characteristische Plattenform haben, während die Grundsubstanz ein körnig-streifiges Wesen aufweist, aber nirgends deutlich erkennbare, bindegewebige Faserzüge. — Auf günstigen Schnitten zeigten sich in dem Meniscus von Lacerta agilis Stellen, die sich durch nichts von dem angrenzenden Gelenkknorpel des Metatarsale$_1$ und des *As* unterschieden, also rein hyalin waren, an den Rändern des keilförmigen Querschnittes ging der hyaline Knorpel in »Faserknorpel« über. Faserknorplig ist auch der Meniscus bei Scincus officinalis. Bei Lygosoma smaragelinum ist wie bei Uromastix ein fester Kern in die Sehne der Zehenbeuger, da wo sie über den Tarsus hinwegzieht, eingelagert. Bei den übrigen wurde darauf, da ich auf diesen Punct erst spät aufmerksam wurde, leider nicht geachtet. Bei Lygosoma besteht dieser Kern aber an der Peripherie aus hyalinem Knorpel, im Innern enthält er Knochenbälkchen und Markräume.

Die Discussion über die gewebliche Stellung des hier so häufig gefundenen »Faserknorpels«, ist in den letzten Jahren sehr lebhaft geführt worden (vergleiche über die einschlägige Literatur die Berichte von Schwalbe und Hoffmann 72, 73, 74 im Capitel Bindegewebe). Einige erklären ihn ganz bestimmt für wirklichen Knorpel und stützen sich dabei namentlich auf das unleugbare Vorhandensein einer vom faserigen Bindegewebe verschiedenen Intercellularsubstanz und auf den Umstand, dass derselbe theils in hyalinen Knorpel übergeht, theils durch denselben vertreten wird, wie es z. B. v. Török am Knorpel der Achillessehne bei Pipa und stellenweise bei Rana temporara nachgewiesen hat, einige erklärten ihn ebenso entschieden für eine Bindegewebsform, weil zum gewöhnlichen Sehnengewebe alle möglichen

Uebergänge gefunden wurden, die Form der Zellen, homogene Platten, vielmehr denen der Sehne, als des Knorpels sich näherte, und der häufigste Fundort auch wieder Sehnen wären, z. B. die Sehnen des Vogelfusses. Nach dem oben weitläufig angeführten Untersuchungsresultaten haben beide Parteien insofern Recht, als der fragliche »Faserknorpel« unzweifelhaft ebensowohl aus Sehnengewebe, wie aus hyalinem Knorpel hervorgeht, in beide Gewebsarten übergeht und beide vertreten kann: z. B. kommt derselbe an der Sehne der Zehenbeuger bei Uromastix vor, wo man gewiss annehmen muss, dass er sich aus Bindegewebe entwickelt hat, bei Lygosoma findet sich sogar an derselben Stelle hyaliner Knorpel mit Knochenbalken und Markräumen; einen ebensolchen Kern echten Knorpels mit Knochen hat Uromastix in dem volaren Theile der Gelenkkapsel, wo andere nur »Faserknorpel« oder sehniges Gewebe zeigen, als Beispiel aber dafür, dass mitunter die Annahme der Entstehung des Faserknorpels aus hyalinem näher liegt, werde ich weiter unten die Umbildung des *m* aus dem hyalin knorpligen Zustande der Ascalaboten näher ausführen. Darnach ist der »Faserknorpel« weder dem Sehnengewebe, noch dem Knorpel ohne Weiteres zuzusprechen, sondern bildet zwischen beiden eine vermittelnde Stufe, die in Beide übergehen und sich aus beiden entwickeln kann, über deren Vorhandensein man sich auch bei der Verwandtschaft der Bindegewebsformen untereinander nicht wundern darf. Zu demselben Resultate ist übrigens neuerdings auch Ranvier gekommen (vergl. Jahresbericht 1874, p. 58). Ueber die Bedeutung des »Faserknorpels« am Tarsus der Eidechsen lässt sich Folgendes sagen. Alle volaren Bänder und Sehnen sind bei der gewöhnlichen, stark dorsal gebeugten Stellung des Fusses der Saurier einer ausserordentlich starken Spannung ausgesetzt, haben den volarwärts auseinander klaffenden Knochenreihen einen grossen Widerstand entgegen zu setzen und erleiden bei der Bewegung eine starke Reibung, auf der knöchernen Unterlage, über die sie hinweggezogen sind; ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen Umständen es zuschreibe, dass sich überall an den volaren Sehnen und Bändern der festere Faserknorpel und sogar hyaliner Knorpel mit Knochen ausgebildet hat. Für den Meniscus, der, wie ich unten zeigen werde, bei einer ganzen grossen Klasse der Saurier hyalin gefunden wird, glaube ich eher den umgekehrten Weg der Umwandlung annehmen zu müssen, betone aber auch für diesen, dass sich fast immer gerade seine volare Hälfte hyalin knorplig resp. faserknorplig erhalten hat. Aus dem eben Gesagten erhellt nun, dass

aus dem blossen Vorkommen von faserknorpligen und selbst von hyalin knorpligen Theilen nur mit grosser Vorsicht darauf zu schliessen ist, dass dieselben Reste integrirender, typischer Skeletstücke darstellen; es muss zuvor der Verdacht einer Entstehung durch Anpassung an secundäre mechanische Verhältnisse durchaus ausgeschlossen sein. Ich weiss nicht, ob GEGENBAUR den »knorpligen« Kern im Ligamente von der Basis des Metatarsale$_{II}$, den er bei Iguana angetroffen, hyalin oder nur faserknorplig befunden hat (den »Faserknorpel« in der Achillessehne des Frosches erklärt er, Jenaische Zeitschrift III 1867 p. 307 u. f., für eine Abart des Knorpels), in letzterem Falle könnte ich seine Angabe bestätigen, da auch ich im Innern (mehr zur vola zu) dieses Bandes Faserknorpel fand, müsste aber dieser Thatsache jede morphologische Bedeutung absprechen; — auch bei meinem jungen Exemplare fand ich beim Zerzupfen der Bänder keinen hyalinen Knorpel — jedenfalls bedingt schon der Unterschied, dass GEGENBAUR die Metatarsalia$_{I}$ und $_{II}$ bei Iguana in der Höhe des Metatarsale$_{III}$ endigen lässt, während ich finde, dass sie, wie bei allen übrigen Sauriern, bis zur Höhe der Spitze des Tarsale$_3$ in den Tarsus einspringen, dass ich über den oben erwähnten Fund eines Knorpelrestes im Bande von der Basis von Metatarsale$_{II}$ nicht weiter urtheilen kann. Ich will aber wenigstens die Möglichkeit aufwerfen, dass bei GEGENBAUR's jüngerem Thiere noch eine Trennung zwischen der Anlage des Tarsale$_2$ und dem Metatarsale bestanden hätte, die auch bei dem kleinern meiner beiden Exemplare, bei dem freilich noch die Epiphysen knorplig waren (vgl. Fig. V), schon nicht mehr zu sehen war. Da ich in den Bändern, welche von den Basen des Metatarsale$_{I}$ und Metatarsale$_{II}$ (und vom Tarsale$_3$) zum *As* ziehen, keine wirklichen Knorpelreste finde, sondern nur in ihren volaren Theilen, die mit dem volaren Ende des Meniscus zusammenhängen, Faserknorpel, der sich überall in der vola, — in der Kapsel, in den Muskelsehnen — in Folge mechanischer Verhältnisse bildet, so muss ich die Aufstellung als ob bei irgend einem Saurier diese Bänder die fehlenden Tarsalia$_1$ und$_2$ repräsentirten als die unbegründetere ablehnen, und dagegen die Hypothese, die GEGENBAUR allein für die Lacerten auf Grund des Einspringens der ersten beiden Metatarsalien in den Tarsus und der eigenthümlichen Verknöcherungsverhältnisse in ihren Basen annahm, eben weil ich bei allen Sauriern durchaus dieselben Verhältnisse, wie bei diesen, finde, auch auf alle Saurier ausdehnen, nämlich die Hypothese, dass bei den Sauriern schon sehr frühe die Tarsalia$_1$ und$_2$ mit den bezüglichen

Metatarsalien verschmolzen sind. Wir werden sehen, dass die Befunde bei den gleich zu schildernden Ascalaboten mit dieser Annahme gut harmoniren, werden aus bestimmten Ergebnissen bei diesen über den Verbleib des Centrale sprechen und dann zeigen, dass auch die entwicklungsgeschichtlichen Resultate, soweit sie vorliegen, jener Meinung günstig sind. Ich habe theils auf Schnittserien, theils durch Präparation folgende Ascalaboten auf den Bau ihres Tarsus untersucht: Hemidactylus marginatus, Platydactylus murorum, guttatus und bivittatus. Letzteren wie Lygosoma überliess mir freundlichst College Solger zur Präparation (beide stammen aus dem Museum Godefroy). Die Unterschiede vom Tarsus der übrigen Saurier sind unerheblich; ich führe nur die stärkere Flächenkrümmung des ganzen Fusses, die grössere Höhe und unverhältnissmässige Grösse des Cuboids, den von Gegenbaur erwähnten calcaneusähnlichen Fortsatz einiger an; im übrigen finde ich ein ganz characteristisches *AsF* mit den oben beschriebenen Reliefverhältnissen, das Cuboid und Tarsale$_3$ in den bekannten Formen und mit denselben Beziehungen, dann ein neben dem Tarsale$_3$ bis zur Spitze desselben einspringendes, ganz identisch mit dem der übrigen Saurier gestaltetes Metatarsale$_I$ und ein Metatarsale$_{II}$ mit den bekannten Bändern von ihren Enden zum Askopfe, endlich den kreisförmigen Meniscus. Bei dem ersten Blicke ergab es sich weiter, dass eben dieser Meniscus das Tarsale$_1$ Gegenbaur's enthalte, und zwar als einen halbmondförmigen, bei allen untersuchten Ascalaboten hyalinen Knorpel, der auf dem Querschnitte keilförmig, um den Ansatz jener Basenbänder herumgelegt ist, so dass er den nicht vom Ursprung des Bandes eingenommenen Theil der Basis des Metatarsale$_I$ vom Astragaluskopfe trennt. Er liegt mit seiner Hauptmasse in der Vola, seine dorsale Fortsetzung ist bindegewebiger Natur. Abgesehen von der beinahe absoluten Identität in Form, Lagerung und Beziehung, die dieser Knorpel mit seinen sehnigen Verlängerungen mit dem als Meniscus beschriebenen Gebilde der übrigen Saurier aufweist, gibt es auch histologische Uebergänge, bei Lacerta agilis wurde, wie erwähnt, der Meniscus wenigstens theilweise hyalin knorplig gefunden. Es fragt sich nun, wie ist dieses Stück zu deuten. Da ich aus der Gleichheit aller Verhältnisse entnehmen muss, dass bei den Ascalaboten dieselbe Verschmelzung der Tarsalia$_1$ und $_2$ mit den bezüglichen Metatarsalien wie bei den übrigen Sauriern stattgefunden hat, kann jener Knorpel nicht, wie Gegenbaur will, Tarsale$_1$ sein. Es scheinen dann noch zwei Möglichkeiten vorzuliegen; einmal könnte man den

Meniscus und den homologen hyalinen Knorpel der Ascalaboten als etwas ebenso Accidentelles betrachten, wie z. B. den hyalinen Knorpel in der volaren Kapsel bei Uromastix und in den Beugesehnen von Lygosoma; oder zweitens ihn für ein an den tibialen Rand des Tarsus gerücktes Centrale ansehen, ein Erklärungsversuch, der ebenfalls von GEGENBAUR stammt, den er aber als den unwahrscheinlicheren behandelt. Gegen die erste Deutung ist geltend zu machen, 1) die grosse Constanz des Gebildes, 2) dass es bei einer ganzen Familie, den Ascalaboten, als ein sehr selbständiger hyaliner Knorpel vorkommt (auch bei Lacerta agilis theilweise hyalin), 3) dass es auch den früheren Autoren als wesentlicher Tarsustheil erschienen ist. Ich möchte daher der zweiten Annahme, die durch Analogien bei anderen Wirbelthierklassen, bei denen ebenfalls das Centrale an den innern Faserrand rückt, unterstützt wird, mit dem Vorbehalt den Vorzug geben, dass die endgültige Lösung dieser Frage von dem Studium der Entwicklungsgeschichte zu erwarten ist. GEGENBAUR selbst sucht das Centrale in einem gewissen kopfförmigen Vorsprunge des grossen Tarsalknochens der ersten Reihe, und zwar mit Rücksicht darauf, dass die Schildkröten etwa an derselben Stelle ein theils noch ziemlich abgesetztes, theils schon vollständig in den grossen Knochen erster Reihe hineingezogenes, unverkennbares Centrale besitzen; mir aber scheint die Verschiedenheit zwischen dem Tarsusbau der Chelonier und der Saurier allzugross, als dass eine derartige Uebertragung der Deutung, nur auf ähnliche Reliefverhältnisse von Gelenkflächen gestützt, statthaft wäre. Das Centrale GEGENBAUR's ist, soviel ich sehe, mein »Kopf des *As*«. Nach dieser Anschauung, die ich eben entwickelt habe, rechtfertigt sich auch die Benennung des grossen Knochens der ersten Reihe als *AsF.*

Leider reichte das entwicklungsgeschichtliche Material, das mir zu Gebote stand, nicht aus, die noch übrigen zweifelhaften Fragen zum sichern Entscheid zu bringen. Trotz grossem Aufwand an Zeit, Mühe und Mitteln gelang es mir nicht hier um Breslau frische Eidechsen-Embryonen aufzutreiben, ich musste mich mit denen begnügen, die ich aus den in schlechtem Spiritus conservirten Eiern der hiesigen Sammlung entnahm und verlor noch, da diese Untersuchungen in den Anfang meiner Arbeiten fielen, einen Theil dieses Materials durch die unvollkommene Methode der Untersuchung. Die brauchbaren Embryonen besassen alle eine Länge von etwa 14 Mm. Eidechsen-Embryonen dieser Grösse haben stummelförmige Extremitäten mit einer Endplatte, an der die zukünftigen Finger durch

seichte Einkerbungen angedeutet sind. Die Platten stehen ebenso wie es Henke und Reyher[1]) für menschliche Embryonen schildern parallel der Medianebene. An dickeren Schnitten durch die Extremitätenanlage parallel der Fläche der Platte erkennt man die einzelnen Skelettheile an gefärbten Präparaten) durch grössere Helligkeit im Innern und eine dunklere Randschicht, die sie von der Umgebung abhebt, ausserdem auch durch die für die Tarsalia und Carpalia characteristische concentrische Anordnung der Zellen (in der Anlage der Metacarpalia und Metatarsalia stehen die Zellen senkrecht zu deren Längsaxe). An nur eine Zellenlage dicken Schnitten zeichnen sich die Anlagen der Skelettheile folgendermassen aus: Ihre mit einer minimalen Protoplasma-Umhüllung umgebenen Kerne sind grösser, als die der umgebenden Embryonalzellen, sie liegen in einer stärker lichtbrechenden und namentlich bei den grösseren Theilen — Tibia, Fibula — schon merklich reichlicheren hellen Substanz, die aber kein Continuum bildet, sondern von einem sich in Hämatoxylin lichtblau färbenden Maschenwerk durchzogen ist, das um jede einzelne Zelle, seltner um zwei zusammen, einen polygonalen »Hof« abgrenzt (Kapsel der Zelle). Natürlich sieht man das Maschenwerk nur an dem flächenhaften Schnitte, die bläuliche Substanz ist als ein zusammenhängendes, wabenartiges Gerüst, das die Zellen in seinen Räumen birgt, zu denken. Die dunklere Färbung der Peripherie der Knorpelanlagen, des künftigen Perichondriums, rührt, wie man mit starken Vergrösserungen an dünnen Schnitten sieht, theils von der dichteren Lagerung der Kerne in dieser Zone, theils aber auch davon her, dass zwischen diese eigenthümliche (nach Hämatoxylin) dunkelblaue, spindel- bis sternförmige Körperchen eingelagert sind, an denen durchaus kein Kern zu sehen war. Es schien mir, als ob dies der erste Anfang des oben für das Centrum der Knorpelanlagen geschilderten Maschenwerks sei und dadurch gewissermassen der Anfang zur Abgrenzung der Embryonalzellen zu Knorpelzellen mit »Kapseln« gemacht würde; übrigens überschritten jene Körperchen mitunter auch die nächsten Grenzen der Knorpelanlagen. Meine Beobachtungen sind zu wenig umfangreich, als dass ich damit mehr als eine Anregung zu weiteren Studien über die erste Bildung des hyalinen Knorpels gegeben haben wollte. Es gelingt leicht zwei getrennt angelegte Kerne zu

[1]) Sitzungsberichte der k. Academie d. Wissenschaften B. LXX. III. Abtheilung Octoberheft 1874.

sehen, der eine ein rundliches Stück, das vor der Fibula lagert, der andere, an dieses anstossend aber doch durch die beiden Perichondrium-Schichten deutlich abgesetzt, breiter, mehr queroval und vor der Tibia und dem Zwischenknochenraum sich hinziehend. In der ersten Anlage des grossen Knochens der ersten Reihe ist demnach ein kleinerer fibularer Antheil von dem grösseren tibialen getrennt, es entstehen aus gesonderten Kernen das Fibulare und der Astragalus. Leicht nachweisbar war auch das rundlich-viereckige Cuboid, an dem das schon hakenförmige Metatarsale$_{V}$ und das grosse Metatarsale$_{IV}$ angelegt gefunden wurden. Die Basis des Metatarsale$_{V}$ erschien oft als ein besonderer Kern mit eigenem Centrum, doch möchte ich bei der eigenthümlich gebogenen Gestalt dieses Stückes darauf keinen besonderen Werth legen. Neben dem Cuboid zeigte sich ein rundliches Tarsale$_{3}$ mit dem bezüglichen Metatarsale und neben diesem, in fast allen Präparaten deutlich nachweisbar, ein besonderer kleiner Kern, der nur in einzelnen Schnitten, mit seiner Peripherie die Basis des Metatarsale$_{II}$ berührte, — die Anlage eines Tarsale$_{2}$. Diese drei Tarsalia lagen in einem proximalwärts offenen Bogen, der Raum zwischen ihnen und den grösseren Knorpeln der ersten Reihe war von unentschiedenem Embryonalgewebe ausgefüllt, indem ich einmal Spuren einer besonderen Anlage, etwa eines Centrale, zu sehen glaubte, doch muss ich gestehen, dass ich über die Anlage dieses und eines Tarsale$_{1}$ aus meinen Präparaten nichts gewisses auszusagen vermag. Als sichern Erwerb kann ich nur die ursprüngliche Trennung eines Fibulare und *As* und die besondere Anlage des Tarsale$_{3}$ hinstellen. Der Umstand, dass in diesen Präparaten Metatarsale$_{II}$, wo es ganz von dem Tarsale$_{2}$ getrennt ist, in gleicher Höhe mit Metatarsale$_{III}$ endigt und die Annäherung, die das um ein besonderes Centrum angelegte Tarsale$_{2}$ an sein Metatarsale in andern Fällen zeigt, sprechen stark für die Annahme einer Verschmelzung der Tarsalia$_{1}$ und $_{2}$ mit den betreffenden Metatarsalien in dem Tarsus der erwachsenen Saurier. Weitere Beobachtungen an reichlicherem Material müssen diese fragmentarischen Befunde späterhin abrunden und ergänzen, aus ihnen wird sich erst mit Gewissheit ergeben, ob in der That der Meniscus dem Centrale der Urodelen gleich zu setzen sei.

Ich habe den Tarsus von Chamaeleon mir hier für eine gesonderte Besprechung vorbehalten, nicht weil ich denselben, wie die Autoren, dem Tarsus der übrigen Saurier als etwas Fremdes gegenüberstelle, sondern weil ich mich erst mit den Angaben der Au-

toren, die von Gegenbaur zusammengefasst sind, auseinandersetzen muss, da dieselben von den meinigen fundamental verschieden sind. Gegenbaur gibt zwei Knochen der ersten Reihe an, ein Tibiale und ein Fibulare; diese sollen ein drittes Stück unter und etwas zwischen sich haben, ein Intermedium, endlich soll noch ein viertes folgen, das theils von den vorigen, theils von den Metatarsalien begrenzt ist, ein Centrale. In den Metatarsalien sollten auch die Tarsalien der zweiten Reihe enthalten sein. Lange war ich im Zweifel, wie ich den Widerspruch zwischen diesen Angaben und meinen unten folgenden, an sechs Exemplaren als constant approbirten Befunden lösen könnte, bis mir endlich die Betrachtung der von Owen (Anatomy of vertebrates I p. 193 f. 123) [1] gegebenen Abbildung des Tarsus von Chamaeleon die, glaube ich, richtige Erklärung an die Hand gab. Es scheinen nämlich die Autoren, die am trocknen Skelete eines wahrscheinlich jüngeren Thieres sich scharf absetzenden Epiphysenkerne für besondere Knochen gehalten zu haben; diese wurden dann als Fibulare und Tibiale, das wirkliche *AsF* als Intermedium, und das Cuboid als Centrale gedeutet, das nur knorplige Tarsale$_3$ wurde ganz übersehen. In der That existirt nur ein Tarsalknochen erster Reihe, der noch schärfer, als es bei den meisten übrigen Sauriern der Fall ist, zwischen die winklig zueinander gestellten Endflächen der Tibia und Fibula einspringt (Fig. VI *AsF*). Eine Abweichung von der gewöhnlichen Form des *AsF* besteht nur darin, dass hier der tibiale Theil weniger hoch ist, als der fibulare, während sonst zumeist das umgekehrte Verhältniss herrscht; das hängt wohl damit zusammen, dass hier die Endfläche der Tibia einen griffelförmigen Fortsatz vorspringen lässt, dem sich das *As* conformiren muss; ähnliches fand ich schon bei manchen Ascalaboten. Das dorsale »sustentaculum«, das die distale Gelenkfläche erweitert, ist vorhanden, dagegen sind die Reliefs der Gelenkfläche des Fibulare gegen das Cuboid nur sehr schwach ausgeprägt; im Ganzen bildet hier das f eine tiefe Pfanne, in welcher das mächtige, annähernd kugelförmige Cuboid articulirt. Der Kopf des Astragalus ist klein aber deutlich ausgebildet und in gewöhnlicher Weise von dem Meniscus umkreist, der in seinem volaren Ende einen schief absteigenden, verkalkten Hyalinknorpel Fig. VI *m*) enthält, den ich wohl ohne Weiteres dem halbmondförmigen Knorpel bei den Ascalaboten homologisiren darf. Das Cuboid ist ein rundlicher Knochen, der an seinem distalen Ge-

[1] Das Original davon findet sich Cuv. Oss. foss. pl. 245 f. 52.

lenkkopfe, das Metatarsale V, IV und die Hälfte der Basis von III trägt, an seiner tibialen Seite wird es durch Anlagerung eines linsenförmigen, verkalkten, hyalinknorpligen Stückes (Fig. VI T_3) gewissermassen zur Kugel ergänzt. An dieses legen sich der übrige Theil der Basis von Metatarsale$_{III}$, Metatarsale$_{II}$ und die dorsale Hälfte von der Basis des Metatarsale$_{I}$ an, während die volare Hälfte desselben auf dem Knorpel aufruht, der das volare Ende des Meniscus ausmacht und den ich, wie bei den Ascalaboten u. s. f., als Centrale zu deuten geneigt bin. Das linsenförmige Stück fand ich vollständig nur bei Chamaeleo vulgaris, bei mehreren Chamaeleo dilepis (Leach), die wir aus dem Museum Godefroy bezogen hatten, traf ich an Stelle desselben nur eine Bandmasse, die einmal auf dem Querschnitte einen Knorpelkern enthielt. Das linsenförmige Stück deute ich im Hinblick auf die ähnliche Lagerungsweise bei andern Sauriern als Tarsale$_3$, zu welchem nur noch durch die veränderte Anordnung der Metatarsalien, Metatarsale$_{I}$ in Beziehung getreten ist. Die Bänder von den Basen der beiden ersten Metatarsalien zum Kopfe des *As* habe ich hier nicht so, wie bei den übrigen Sauriern nachweisen können, wohl aber derartige, die vom Tarsale$_3$ und vom anliegenden Rande des Cuboid ausgingen. Ich glaube, dass das ebenfalls mit der neuen Stellung der Metatarsalia, auf die ich gleich zurückkomme, zusammenhängt. Cuboid und Tarsale$_3$ bilden zusammen einen überknorpelten Gelenkkopf, dem die vereinigten Basen der Metatarsalien mit einer entsprechenden Pfanne, von welcher aus noch Gelenkspalten zwischen die einander zugewandten Seitenflächen der Basen der Metatarsalien eingehen, gegenüberstehen. Genauer gesagt, stellen die Basalflächen der Metatarsalien einen stark von rechts nach links, schwächer vom dorsum zur vola gekrümmten Reif dar, der zudem noch über den Rand, mit der Concavität nach der vola hin, gebogen ist. Der Scheitel dieser letzten Biegung fällt etwa in das Metatarsale$_{III}$, nahe an dessen Verbindung mit dem Metatarsale$_{II}$. Durch diese Anordnung der Basen der Metatarsalien in einem an der Grenze des Metatarsale$_{II}$ und $_{III}$ beinahe geknickten, zur Längsaxe des Fusses queren Bogen, kommt die Oppositionsstellung der zwei innern Zehen, gegen die drei äusseren zu Stande. Der bekannte Greiffuss des Chamaeleo wird dann noch dadurch vollendet, dass die beiden innern und die drei äussern Zehen zu je einer Platte verbunden sind, so dass in dem Spalt zwischen den beiden schräg aneinander gelehnten, dabei gegliederten und in den Gliedern beweglichen Platten ein Zweig beim Greifen gewissermassen eingeklemmt wird. Die

Hauptbewegung am Fusse des Chamaeleon ist die Dorsal- und Volarflexion, die im Gelenk zwischen *AsT* und Cuboid, und im Gelenk zwischen Cuboid und den Metatarsalia ausgeführt wird, doch schien mir auch Vergrösserung und Verkleinerung des Oppositionswinkels in geringem Maasse möglich zu sein. Offenbar ist an der hintern Extremität dieselbe Einrichtung, wie an der vorderen, der Greiffuss, dadurch hergestellt, dass alle Metatarsalien in einem volarwärts geknickten Bogen auf einem Gelenkkopf angeordnet, zu ungleichen Theilen zu zwei Platten vereinigt sind und auf und mit diesem Gelenkkopfe gebeugt und gestreckt werden können. Zu Erreichung dieser Anordnung ist offenbar am Fusse des Chamaeleon $Metatarsale_{II}$, das schon bei den übrigen Sauriern dem $Tarsale_3$ anlag, noch stärker auf dieses bezogen und sogar $Metatarsale_I$ bis an dieses herangetreten, so erklärt sich der Wegfall der Basenbänder; der rechts über die vola gekrümmte Bogen, in dem die Basen der Metatarsalien schon bei den andern Sauriern und namentlich bei den Ascalaboten stehen, ist bedeutend verschärft und zusammengezogen; die Krümmung von rechts nach links, die die proximalen Enden der Metatarsalia auch sonst schon zeigten, ist ausgeprägter, die Metatarsalia sind stärker aneinandergepresst; die unverhältnissmässige Grösse des Cuboid, die schon bei den Ascalaboten gefunden wurde, ist noch übertrieben. Es scheint mir interessant, wie sich dieselbe mechanische Einrichtung, der Greiffuss, an der vordern und hintern Extremität der Chamaeleonten aus verschiedenem morphologischen Materiale aufbaut; hier bilden den Kopf, auf dem die in beiden Fällen in gleicher Weise angeordneten Metatarsalia aufruhen, $Tarsale_3$ und $(_4, _5)$, dort $Tarsale_2$ $(_3, _4)$ und $_5$. Am nächsten schliessen sich, wie ich überall bei den Einzelheiten hervorgehoben habe, die Chamaeleonten den Ascalaboten an und es scheint mir auch die Stellung, welche die Basen der Metatarsalien in dem an der Wand mit den Enden der Zehen klebenden Fusse eines Gecko's einnehmen müssen, noch eher einen Uebergang zu der im Greiffusse eines Chamaeleon zu bieten, als die in dem mit der ganzen Platte aufruhenden Fusse der übrigen Saurier.

Die Resultate dieser Arbeit lassen sich etwa folgendermassen zusammenfassen:

1) Ein Theil der Saurier besitzt im Carpus ein dem der Urodelen und Chelonier homologes Intermedium, einem anderen Theile ist dasselbe im erwachsenen Zustande spurlos verloren gegangen. Für die Reduction, die auch im ersten Falle merklich ist, sowie für

das gänzliche Verschwinden lässt sich ein Zusammenhang mit anderen Veränderungen im Extremitätenskelet nachweisen.

2) Der Carpus von Chamaeleo besitzt ein *u. r*, keilförmiges *c*, von derselben Beschaffenheit, wie bei allen übrigen Sauriern, in zweiter Reihe ein Tarsale$_2$, Tarsale$_5$ und ein Tarsale$_{3,4}$, Tarsale$_1$ ist verloren gegangen. Im Ganzen also steht der Carpus des Chamaeleo nicht, wie nach den bisherigen Darstellungen anzunehmen, dem der übrigen Saurier fremd gegenüber, sondern ist demselben bis auf einige Reductionen und Verschiebungen, die mit der Ausbildung des Greiffusses zusammenhängen, gleichgebildet.

3) Der Bau des Tarsus ist bei allen Sauriern im wesentlichen derselbe. Alle besitzen ein *AsF*, ein *Cub* und ein Tarsale$_3$, während die Tarsalia$_1$ und $_2$, die überall bis zum proximalen Ende von Tarsale$_3$ in der Basis einspringen, höchst wahrscheinlich mit den gleichnamigen Metatarsalien verschmolzen sind. Das Centrale ist wahrscheinlich durch den Meniscus, der bei den Ascalaboten hyalinen Knorpel enthält (Tarsale$_1$ GEGENBAUR's), vertreten, also an den tibialen Rand gerückt. Die Bänder von den Basen der Metatarsalia$_{\text{I}}$ und $_{\text{II}}$ zum *As* besitzen keine morphologische Bedeutung. Der »Faserknorpel« der in ihren volaren Theilen gefunden wird, ist nicht anders aufzufassen, als die faserknorpligen, hyalinknorpligen und verknöcherten Kerne, die häufig in den Bändern und Sehnen der vola gefunden werden, d. h. sie sind durch Anpassung an secundäre mechanische Verhältnisse (Spannung und Reibung im Bindegewebe entstanden. Embryologisch war die ursprüngliche Trennung des *As* und des *F* in der knorpligen Anlage, so wie ein besonderer Kern für ein Tarsale$_2$, der oft schon dem Metatarsale$_{\text{II}}$ genähert erschien, nachweisbar.

4) Der Tarsus von Chamaeleo gleicht in allen Bestandtheilen dem der übrigen Saurier, nur dass zur Ausbildung des Greiffusses, wie an der vorderen Extremität, eine Verschiebung der Metatarsalia stattgefunden hat.

Breslau, Ende August 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Carpus. Fig. I, II, III. In allen drei Figuren ist der Knorpel blau gehalten in Fig. I und II Bänder grau, und das Gefäss *g* roth, in Fig. II ausserdem der Knochen hellbraun und die Markräume grau. *U* = Ulna: *R* = Radius: *u* = ulnare; *r* = radiale; *i* = intermedium; *c* = centrale. Mit den deutschen Zahlen von 1—5 sind die Tarsalia der zweiten Reihe, mit den lateinischen die Metatarsalia I—V, vom inneren Rande gezählt, bezeichnet. Alle drei Bilder sind mit einem OBERHÄUSER'schen Zeichenprisma und stark (aber ungleich) vergrössert gezeichnet. In Figur I und III sind, um das Bild nicht unnöthig zu compliciren nur die Knorpelflächen farbig ausgeführt.

Fig. I: Flächenschnitt aus einer vollständigen Serie durch den Carpus von Lacerta agilis.

Fig. II. Theil eines Flächenschnittes aus einer vollständigen Serie durch den Carpus von Lacerta muralis. Nur geringe Einzelnheiten sind aus dem benachbarten Schnitte ergänzt.

Fig. III. Flächenschnitt aus einer vollständigen Serie durch den Carpus von Chamaeleon vulgaris. Das *c*, welches auf diesem Schnitte nicht mehr in voller Grösse zu sehen war, ist aus den vorhergehenden mit seiner Umgebung eingezeichnet.

Tarsus. Fig. IV, V, VI. Alle drei Figuren sind von Präparaten gewonnen, an denen die dorsalen Kapseln geöffnet und weggenommen und alle Gelenke über die Vola auseinander geklafft waren. Es ist klar, dass in Folge dessen die »normale Lagerung« nicht vollständig wiedergegeben ist, aber es wäre ohne diese Massregel unmöglich gewesen alle wesentlichen Theile zugleich und neben einander zu zeigen oder es hätten noch schwer verständliche Schnitte zugefügt werden müssen. Der Knochen ist hellbraun, Epiphysen- und Gelenkknorpel hellblau gefärbt, die Bänder und bänderartigen Theile sind ungefärbt. *AsF* = Astragalo-Fibulare; — *Cu* = Cuboid; — 3. = Tarsale$_3$; — I—V = die Metatarsalia; — B_1, B_2, B_3, die Bänder von den Basen des Metatarsale I und II und vom Tarsale$_3$ zum *As*; — *M* = Meniscus. Alle drei Figuren sind unter einer ZEISS'schen Loupe, aber verschieden stark vergrössert, gezeichnet.

Fig. IV. Tarsus von Lacerta ocellata.

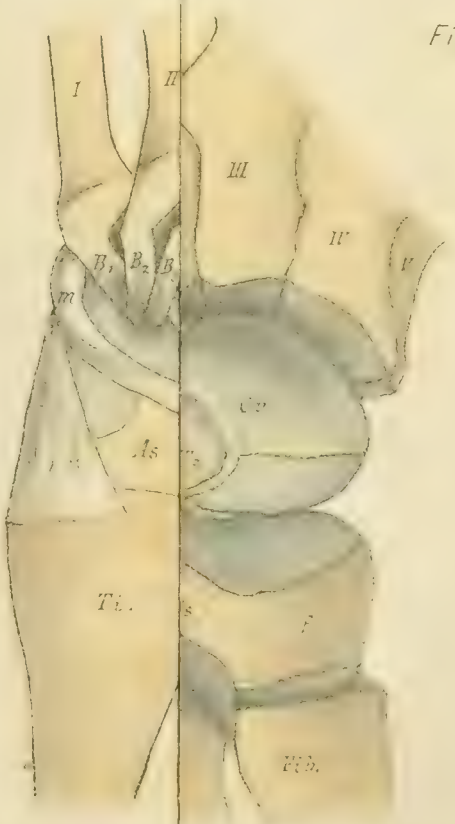
Fig. V. Tarsus von Iguana tuberculata juv. Das Exemplar maass von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze 27 Cm.

Fig VI. Tarsus von Chamaeleon vulgaris.

Fig 1

Fig 3

Fig 6.



Lith. Anst. v. J.G. Bach, Leipzig.

Fig 1

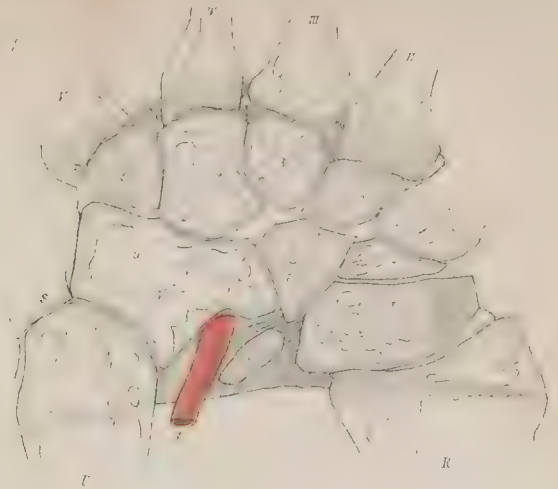


Fig 2

Fig 3

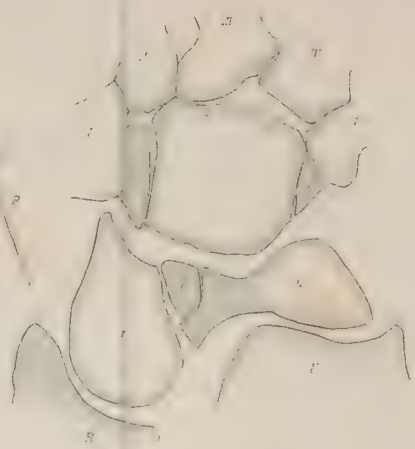


Fig 4

Fig 5

Fig 6

Lith Anst v J G Bach, Leipzig

Tethys. Ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden.

Von

Dr. Hermann von Ihering

in Göttingen.

Mit Tafel II.

Im Winter 1874/75 bot sich mir in der zoologischen Station in Neapel die Gelegenheit, Tethys leporina L. häufig und in zum Theil ausserordentlich grossen, bis über 20 Ctm. langen Exemplaren zu untersuchen. Da sich bald ergab, dass die über die Anatomie des hochinteressanten Thieres vorliegenden Angaben vielfach der Ergänzung und Berichtigung bedürfen, so entschloss ich mich zu einer monographischen Bearbeitung desselben. Ich musste diesen Plan jedoch fallen lassen, als ich späterhin in Kopenhagen bei Herrn Dr. Rud. Bergh eine von ihm verfasste und schon gedruckte monographische Bearbeitung unserer Nudibranchie vorfand, und mich durch die mir gütigst gestattete Durchsicht der Correcturbogen davon überzeugen musste, dass das was ich gewollt, schon in ausgezeichneter Vollendung existirte. Ist es Bergh doch u. a. auch gelungen, endlich die Bedeutung der merkwürdigen als Foenicuri bekannten Interbranchialanhänge klar zu stellen! [1])

Da sich indessen doch auch manche Differenzen in der Deutung

[1]) Rud. Bergh. Malacologische Untersuchungen. In Semper, Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil. 2. Band. Heft IX. Wiesbaden 1875.

Nachschrift. Da das Heft eben nach Abschluss dieser Abhandlung erschienen, ist es noch möglich gewesen, es eingehend zu berücksichtigen.

der Theile ergaben, und meine an frischem Material angestellten Untersuchungen diejenigen Bergh's in mehreren Puncten ergänzen, so entschloss ich mich zu einer Besprechung derselben um so lieber als es mir dadurch möglich wird in einem grösseren demnächst erscheinenden Werke über die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Mollusken mich auf das hier über die systematische Stellung von Tethys Bemerkte zu beziehen. Damit ist aber nicht wenig gewonnen, denn die Stellung, welche Tethys unter den Gastropoden einnimmt, darf wohl derjenigen, welche die Cyclostomen unter den Vertebraten einnehmen zur Seite gesetzt werden.

Selbständige Untersuchungen über die Anatomie von Tethys haben nach Bohadsch nur J. F. Meckel[1] (1808), Cuvier[2] (1808) und St. delle Chiaje[3] (1828) veröffentlicht. Wir werden darauf bei Behandlung der einzelnen Organsysteme näher eingehen.

Hinsichtlich der Reihenfolge in der wir dieselben behandeln wollen, sei bemerkt, dass sie folgendermassen lautet:

1) Das Nervensystem.
2) Der Darmtractus.
3) Der Geschlechtsapparat, mit Bemerkungen über die Physiologie der Zeugung bei den Zwitterschnecken.
4) Die Niere.
5) Die Ontogenie.
6) Die Phylogenie der Gastropoden.

Die merkwürdigen Pseudoparasiten (Phoenicuri) werden im zweiten Abschnitte ihre Erledigung finden. In systematischer Hinsicht sei hier bemerkt, dass ich mit Bergh nur eine Species von Tethys, die T. leporina L. anerkennen kann. An dem reichen Materiale von Tethys, das mir in Neapel zu Gebot stand, habe ich mich namentlich davon überzeugen können, dass der Mangel oder die geringere oder stärkere Ausbildung der schwarzblauen Flecken des Segels durchaus nicht als ein die Aufstellung verschiedener Arten gestattendes Merkmal betrachtet werden darf. —

---

[1] J. F. Meckel. Beiträge zur vergleichenden Anatomie. Bd. I. Heft 1. Leipzig 1808, p. 9—25, Taf. II und III.

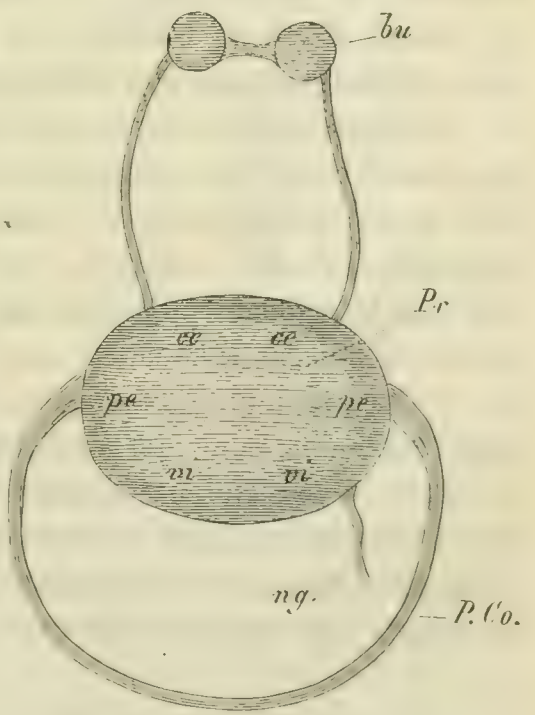
[2] Cuvier. Memoires pour servir à l'histoire et l'anatomie des Mollusques. Paris 1817. No. 7 über Tethys (erschien zuerst in den Ann. d. Mus. 1808).

[3] St. delle Chiaje. Memorie etc. Vol. III. 1828. p. 137—148. Taf. 39.

1. Das Nervensystem.

Die tiefe Organisationsstufe, auf welcher Tethys steht, prägt sich in keinem Organsysteme in so unverkennbarer und instructiver Weise aus, wie im Nervensysteme. Dieses wird an Einfachheit nur noch von der merkwürdigen Rhodope überboten und bildet den Ausgangspunct für die Erklärung aller der zahlreichen Modificationen, welche das Nervensystem der »Opistbobranchen« und Pulmonaten bietet. Da ich an jener Stelle die ausführlichere Darstellung gebe so beschränke ich mich hier auf eine kurze Mittheilung. Das Nervensystem von Tethys hat die Gestalt eines Siegelringes, indem es aus einer einzigen dem Schlunde aufliegenden Ganglienmasse und einer denselben umgreifenden einfachen Schlundcommissur besteht. Der oberen oder dorsalen Fläche dieser Ganglienmasse liegen etwa in der Mitte die Augen, und hinter diesen die Otocysten auf. Ein zweiter Schlundring wird gebildet durch die Commissuren, welche von jener Ganglienmasse zu den beiden Buccalganglien gehen, und von der diese beiden untereinander verbindenden an der Unterseite der Mundmasse gelegenen Commissur. Jene Ganglienmasse, welche durchaus keine weiteren Abtheilungen erkennen lässt, darf man sich aus symmetrisch zur Mittellinie gelegenen Hälften zusammengesetzt vorstellen, und diese werde ich im Folgenden als »Protoganglien« bezeichnen. Aus dieser Protoganglienmasse und ihrer einfachen Schlundcommissur, die ich als Protocommissur bezeichne, entstehen durch immer weiter schreitende Differenzirung alle die Ganglien und Commissuren, welche das Centralnervensystem der oben genannten Zwitterschnecken zusammensetzen. Diese Vorgänge im Einzelnen zu verfolgen und dadurch die Homologien der Ganglien, Commissuren und Nerven festzustellen, wird die Aufgabe des angezogenen Werkes sein. Hier will ich auf jene Vorgänge nur soweit eingehen, als es erforderlich ist

Fig. 1.



um eine Vergleichung des Nervensystemes von Tethys und den ihr verwandten Formen vornehmen zu können.

Irgend welche Abtheilungen oder Regionen lassen sich wie schon bemerkt an der Protoganglienmasse von Tethys nicht unterscheiden, wie ich nach häufig wiederholter Untersuchung sowohl frischer als auch in Alkohol aufbewahrter Thiere gegenüber der von Bergh mitgetheilten Zeichnung[1]) behaupten muss. Ich kenne zu gut die bekannte Treue und Genauigkeit Bergh'scher Zeichnungen, um zu bezweifeln, dass Bergh ein dem abgebildeten ähnliches Präparat gesehen, allein es wäre ein Irrthum wollte man in den daselbst gezeichneten Einschnürungen den Ausdruck der drei Ganglien erkennen, die man im Protoganglion der Aeolidien unterscheiden kann, und ich muss es daher dahingestellt sein lassen ob jenes Bild die Spuren der Conservirung oder die einer Compression zur Schau trägt. Uebrigens ist die Differenz zwischen Bergh's und meiner Darstellung im Grunde nur eine untergeordnete, da auch Bergh die schon von den früheren Autoren hervorgehobene Thatsache bestätigt, dass die Verschmelzung aller der bei den übrigen Nudibranchien erkennbaren Ganglien bei Tethys den höchsten Grad erreicht. Eine deutliche Ausbildung der Pedalganglien geschweige denn der Visceralganglien behauptet auch Bergh nicht. Die Differenz besteht lediglich in der Deutung der seichten Furchen, welche Bergh für die äussere Grenze zwischen den im übrigen mit einander verschmolzenen Pedalganglien und Cerebrovisceralganglien hält.

Deutlich spricht sich schon bei Tethys die späterhin auftretende Regionen- oder Gangliensonderung im Ursprunge der Nerven aus[2]). Von diesen entspringen die zum Kopfe mit Einschluss des Velum tretenden aus der vorderen, die zur Körperwandung, den Kiemen und dem Geschlechtsapparate sich begebenden aus der hinteren, und die in den Fuss gehenden aus der äusseren und seitlichen Partie des Protoganglion. Aus diesen, hier nur im Ursprunge der Nerven, resp. auch der Lage der entsprechenden Ganglienzellengruppen sich zu erkennen gebenden Regionen werden nun bei den höherstehenden Nudibranchien zunächst besondere noch innig unter einander zusammenhängende Lappen oder Portionen der Protoganglien, in denen schon die wichtigsten der späteren selbständigen Ganglien erkannt werden können.

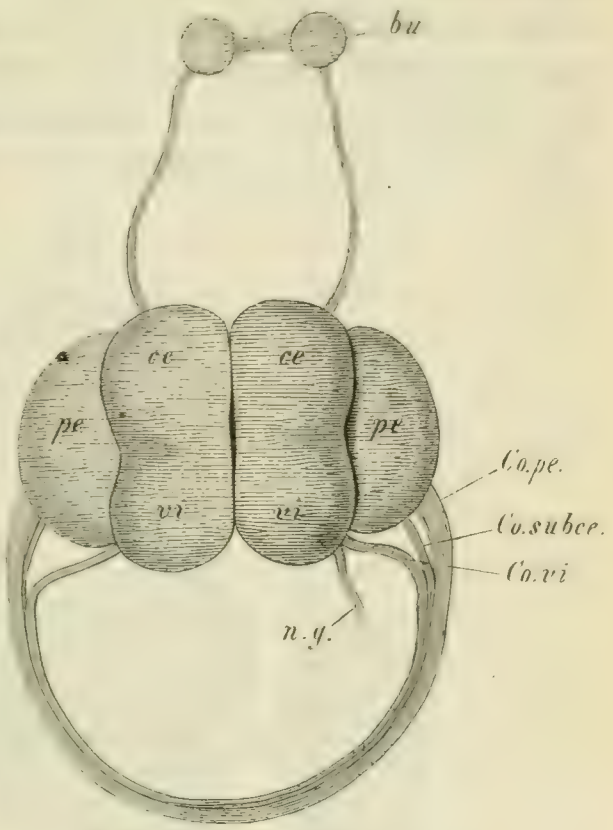
---

[1]) l. c. Taf. 45 Fig. 19.

[2]) cf. Fig. 1. Bezüglich der Erklärung der Buchstaben in Fig. I—III vergleiche man das unten bei der Tafelerklärung Bemerkte.

Es entsprechen nämlich die vorderen Portionen der Protoganglien den späteren Cerebralganglien, die hinteren den Visceralganglien (meinen Protovisceralganglien), und die äusseren oder lateralen den Pedalganglien. Von ihnen bleiben (bei der überwiegenden Mehrzahl) die beiden ersteren am längsten noch mit einander verschmolzen, während die Pedalganglien am ersten sich als selbständige Ganglien von der Protoganglienmasse ablösen. Der Umstand, dass die Ganglienzellen der genannten lateralen Portion sowohl mit der vorderen, wie mit der hinteren Portion durch Ausläufer in Verbindung stehen, erklärt es, weshalb bei der Ablösung des Pedalganglion die breite Commissur, die dasselbe mit dem Rest des Protoganglion verbindet, sehr bald in zwei vom Pedalganglion aus divergente Commissuren sich spaltet[1]). Von diesen beiden Commissuren geht die eine zur vorderen Portion des Protoganglion, die andere zur hinteren. Erstere ist die spätere Commissura cerebropedalis, letztere die spätere Commissura visceropedalis. Nur die eine von ihnen, nämlich die erstgenannte, entspricht einer der beiden s. g. Schlundcommissuren, welche bei den Pulmonaten die über dem Schlunde gelegenen Ganglien mit den unter ihm liegenden verbinden. Die hintere der beiden Schlundcommissuren der Pulmonaten ist die Commissura cerebrovisceralis, entstanden durch die Trennung der hinteren Portion des Protoganglion von der vorderen. Damit ist der Process der Zerlegung des Protoganglion in seine drei Constituenten vollendet. Von den drei auf diese Weise aus jedem Protoganglion hervorgehenden Ganglien bleiben zwei in unveränderter Form bestehen durch die ganze Reihe derjenigen Mollusken, die hervorgegangen sind aus

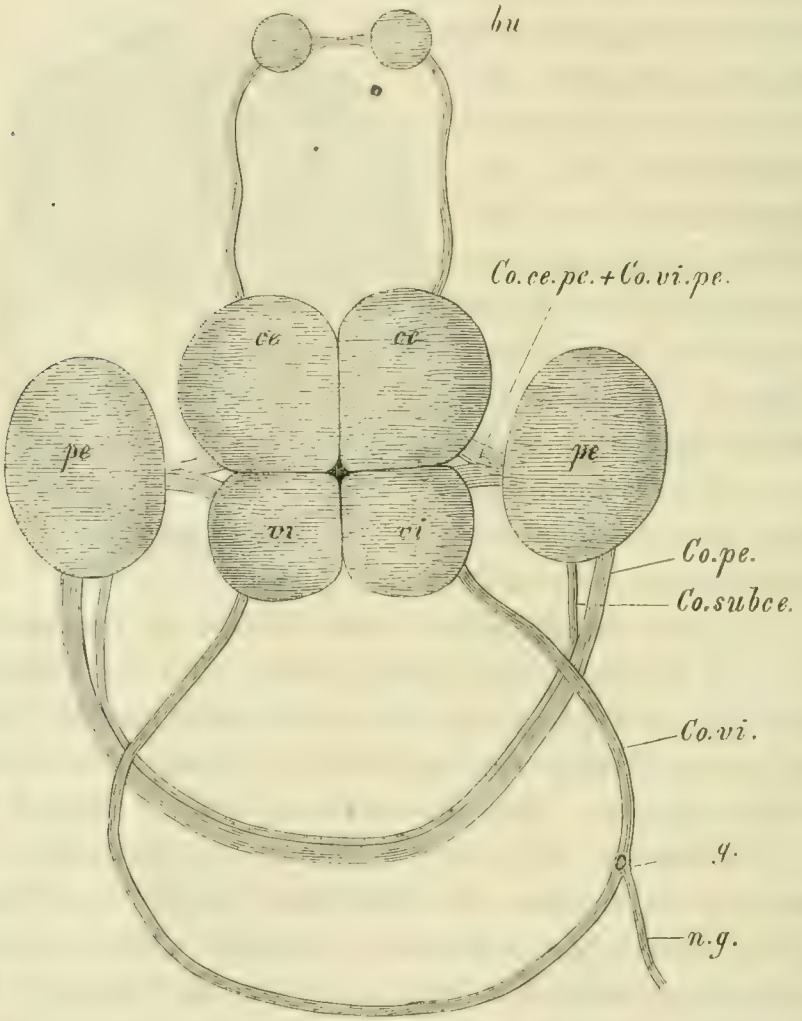
Fig. II.



[1]) cf. Fig. III. *Co. ce. pe.* + *Co. vi. pe.*

Nudibranchien von der Beschaffenheit unserer Tethys, resp. wenn wir noch einen Schritt weiter gehen, aus den Plattwürmern. Es sind das die cerebralen und die pedalen Ganglien. Alle weiterhin noch auftretenden Modificationen betreffen nur die Protovisceralganglien, indem durch Abschnürungen aus ihnen ein grosser Theil der Ganglien hervorgeht, welche zu der von mir[1]) als Bauchganglienkette bezeichneten Gruppe von Visceralganglien (Deutovisceralganglien, wie ich sie nenne) gehören. Der Rest des Protovisceralganglion,

Fig. III.



von welchem die Commissuren zum Cerebral- und zum Pedalganglion ausgehen, stellt das Commissuralganglion[2]) dar. Ein anderer Theil

[1]) H. v. Ihering. Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. IX. Bd. N. F. II. Bd. Jena 1875. p. 299 bis 339.

[2]) nach Ihering l. c. p. 322.

von Deutovisceralganglien entsteht neu durch Einlagerung von Ganglienzellen in die Visceralcommissur an der Stelle, wo aus ihr die Nerven abtreten, deren Ursprungsstelle bei vielen von dem Protovisceralganglion auf jene Commissur übertritt.

Von besonderem Interesse ist bei diesem Processe der Zerlegung des Protoganglion in die genannten Ganglien das Verhalten der Commissuren. Bei Tethys haben wir, wie oben bemerkt, die ganz einfache, den Schlund umgreifende Protocommissur. Die Fasern derselben enden nun nicht in einer einzelnen der drei von mir unterschiedenen Regionen, sondern in allen dreien. So kommt es denn, dass, sobald sich aus jenen Regionen wirkliche, auch äusserlich durch seichte Furchen sich markirende Portionen oder Lappen des Protoganglion entwickelt haben, auch die Protocommissur in drei distincte Commissuren zerfällt. Diese liegen anfangs wie z. B. bei vielen Doriden noch dicht zusammen in einer einzigen gemeinsamen Hülle oder Scheide, so dass erst das Mikroskop ihre Existenz lehrt. Von ihnen endet die eine in der cerebralen, die zweite in der visceralen und die letzte in der pedalen Portion des Protoganglion. Ich nenne die erstgenannte die Subcerebralcommissur, die zweite die Visceralcommissur und die letzte die Pedalcommissur. Der Name der Subcerebralcommissur soll darauf hinweisen, dass die cerebralen Ganglien auch oberhalb des Darmtractus durch eine Commissur, die ich als Cerebralcommissur bezeichne, unter einander verbunden sind. Die nächste Veränderung besteht nun in der Lostrennung der Visceralcommissur von den beiden anderen. So ist es schon bei den Aeolidien. Die Subcerebralcommissur[1]) verschmilzt späterhin mit der Pedalcommissur. Sehr früh schon geschieht dies bei dem zu den Aplysien und Bullen hinführenden Stamme, wogegen sich die Subcerebralcommissur als selbständiges Gebilde sehr lange erhält bei der von den Aeolidien und Doriden gegen die Pulmonaten oder richtiger die Heliciden hinführenden Reihe. Auch hier verschmilzt sie schliesslich mit der Pedalcommissur, zu der sie von Anfang an dadurch in besonders naher Beziehung steht, dass sie durch das Pedalganglion und bei den höherstehenden Formen zuletzt in der Commissura cerebropedalis gegen das Cerebralganglion hin verläuft. Beide zwischen den Pedalganglien ausgespannten Commissuren, die pedale

[1]) Die in so ungemein weiter Verbreitung bei den Nudibranchien von mir nachgewiesene Subcerebralcommissur ist bisher in genügender Weise nur bei Umbrella und Glaucus beschrieben worden.

wie die subcerebrale nehmen an Länge in dem Maasse ab, wie mit der höheren Organisationsstufe der betr. Schnecken die Pedalganglien immer mehr und mehr gegen die Fusssohle hinabsteigen, bis sie schliesslich in der Medianlinie sich berühren, so dass die genannten Commissuren äusserlich nicht mehr wahrnehmbar sind.

Werfen wir nun noch einen flüchtigen Blick auf das sympathische Nervensystem! In der oben citirten Abhandlung habe ich den Versuch gemacht den Begriff des sympathischen Nervensystemes der Mollusken anders zu fassen, als das bisher geschieht, indem ich ihn aus einem mehr oder weniger physiologischen zu einem morphologischen gemacht. Durch alle meine recht ausgedehnten Untersuchungen über das Nervensystem der Mollusken habe ich mich nun von der Richtigkeit jener Auffassung mit derselben Bestimmtheit überzeugen können, mit der ich jetzt erklären muss, dass die Ansichten, die ich dort hinsichtlich der Phylogenie der Mollusken vertreten habe, durchaus verfehlte waren. Indem ich auf letzteren Punct erst weiter unten näher eingehen werde, muss ich hier noch bemerken, dass dieselben beiden Buccalganglien, die bei allen übrigen Opisthobranchien und Pulmonaten sich finden, auch schon bei Tethys existiren. Dadurch ergibt sich in morphologischer Hinsicht aufs entschiedenste ein Gegensatz zwischen den Buccalganglien und der Protoganglienmasse, oder den von ihr abzuleitenden Ganglien. Erstere bilden mitsammt den von ihnen ausgehenden zum Darmtractus und seinen Annexen tretenden Nerven und den in deren Verlauf eingelagerten Ganglien: das sympathische Nervensystem. Dagegen wird man die Protoganglienmasse und die Protocommissur, sowie alle aus ihnen hervorgegangenen Ganglien und Commissuren in ihrer Gesammtheit als Centralnervensystem bezeichnen dürfen. Alle Ganglien, welche eingelagert sind in den Verlauf von Nerven die dem Centralnervensystem entstammen, gehören zum peripherischen Nervensysteme.

Vergleichen wir nunmehr das Nervensystem von Tethys mit demjenigen der übrigen Nudibranchien und speciell denjenigen Gattungen, welche man bisher zumeist mit Tethys in einer Familie vereinigte, also namentlich den Scyllaeen, Tritonien und Dendronotiden, so ergibt sich die völlige Unhaltbarkeit einer solchen Vereinigung. Bei allen den genannten Gattungen ist nämlich das Protoganglion schon in die drei Portionen gegliedert, und die Protocommissur in die eben bezeichneten drei Commissuren zerfallen. Indem wir erst weiter unten auch auf die übrigen durchgreifenden anatomischen Unterschiede zwischen den genannten Gattungen und Tethys eingehen können,

müssen wir hier nur noch erörtern, welche Gattungen denn wohl hinsichtlich des Nervensystemes sich mit Tethys vergleichen lassen. Bis jetzt ist es nur eine einzige Form, welche hierbei in Betracht kommen kann: die merkwürdige von KÖLLIKER beschriebene Rhodope. Das Nervensystem derselben besteht wie bei Tethys aus den beiden zu einer einzigen dem Schlunde aufliegenden Ganglienmasse verschmolzenen Protoganglien und den in eine Masse verschmolzenen Buccalganglien, die jederseits durch eine Commissur mit dem Protoganglion verbunden sind, wodurch ein Schlundring — der sympathische — gebildet wird. Dem Protoganglion liegt wie bei Tethys das Auge und hinter diesem die Otocyste auf. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen Tethys und Rhodope beruht in dem Mangel der Protocommissur bei letzterer Gattung. Ist die Beschreibung KÖLLIKER's [1] in dieser Beziehung richtig, so bildet Rhodope hierin in der That einen Uebergang von den Nudibranchien zu den der Protocommissur entbehrenden Plattwürmern. Hat dagegen KÖLLIKER die Protocommissur übersehen, so schliesst sich Rhodope nur um so enger an Tethys an, der sie auch darin nahe steht, dass die bei den Plattwürmern durch eine leicht, auch äusserlich, nachweisbare Cerebralcommissur verbundenen Protoganglien, hier einander bis zur Berührung und Verschmelzung genähert sind. Im einen wie im anderen Falle aber bleibt Rhodope ein wichtiges Bindeglied zwischen Nudibranchien und Turbellarien, worauf wir unten noch näher eingehen werden.

Das Nervensystem von Melibe, das wir durch BERGH's [2] Untersuchungen kennen gelernt, ist dem von Tethys sehr ähnlich, nur scheint die äussere Portion des Protoganglion durch eine deutliche Furche vom Rest des Protoganglion abgegrenzt zu sein. Die Protocommissur ist nach BERGH's Zeichnung und Darstellung zu schliessen, noch ganz einfach.

2. Der Darmtractus.

Der Darmtractus von Tethys besteht aus einem der Mundmasse der Aeolidien homologen Mundrohre, in welches die beiden sehr kleinen und daher bisher übersehenen Speicheldrüsen einmünden.

[1] A. KÖLLIKER. Rhodope. Giornale dell' J. R. Istituto Lombardo di scienze, lettere ed arti. T. VIII. Milano 1847 p. 551—561 und Tab. I.

[2] l. c. p. 362 ff. u. Taf. 48 Fig. 1.

aus dem sehr weiten kurzen Oesophagus, der ohne Grenze in den weiten Magen übergeht, in welchen sich die Gallengänge öffnen, und aus dem Mittel- und Enddarme.

Die Mundmasse ist ein weites, cylindrisches Rohr, das nach vorn hin einen kurzen weiten, contractilen Rüssel bildet, der auf der Vorderfläche des Velum steht, etwas unterhalb des Mittelpunctes desselben, innen aber nach hinten sich durch eine Ringfalte scharf gegen die mit Längsfalten versehene Speiseröhre absetzt. Ihre Wand besteht aus dem, allen die sich mit Molluskenhistologie befasst haben, wohl bekannten Netzwerk von Fasern, das grosse blasse Zellen umschliesst, deren Durchmesser hier 0,035 bis 0,058 Mm. für die Zelle, und 0,021 Mm. für den Kern beträgt. Innen trägt dieses Gewebe ein Epithel niedriger 0,014 Mm. hoher und 0,028 Mm. breiter Zellen, welche auf ihrer freien Fläche einen feinen, blassen 0,0015 Mm. dicken Cuticularsaum tragen. Die Schleimhaut bildet aber keine ebene Fläche, wie diejenige der Speiseröhre, sondern erhebt sich ringsum in eine grosse Anzahl isolirter kleiner und niedriger, stumpfer Papillen. An der Unterseite der Mundmasse liegen hinten die Buccalganglien und nach aussen von diesen die, wie bemerkt, bisher übersehenen Speicheldrüsen Taf. II, Fig. 1 *sp*. Diese sind sehr kleine, rudimentäre, nur wenige Mm. lange Drüsen von gelblicher Farbe die in die untere Wandung des Mundrohres einmünden. Ihr Nutzen für die Verdauung kann in Anbetracht ihrer relativ so geringen Grösse nur ein sehr untergeordneter sein, und so mag denn der Physiologe weniger Interesse an ihnen nehmen als der Morphologe. Denn abgesehen von dem Interesse, das wir an jedem »werdenden« Organe nehmen, ist dasselbe hier dadurch ein besonderes, dass mit ihrem Nachweise die Nothwendigkeit sich ergibt für die bisher als Speicheldrüsen[1] gedeuteten Organe eine andere Erklärung zu geben. Dass die bisherige Auffassung falsch sei, ergab sich mir schon bei der ersten Untersuchung, bevor ich die eigentlichen Speicheldrüsen auffand, und würde auch, wenn diese ganz fehlten, nicht minder sicher sein. Denn die bisher für Speicheldrüsen gehaltenen Drüsen, die accessorischen oder Neben-Lebern[2] (Glandulae suprahepaticae wie ich sie forthin nennen werde, münden in denselben Theil des Magens wie die Hauptleber, ja die eine von ihnen öffnet sich

[1] So von Cuvier und delle Chiaje, wogegen Meckel sie übersehen hat.

[2] cf. Taf. II. Fig. 1 *Nl*.

sogar direct in den Gallengang der eigentlichen Leber. Nun sind aber gerade die Einmündungsstellen der Drüsen des Darmtractus die einzigen zuverlässigen Kriterien, welche wir für die Feststellung der Homologieen der einzelnen Abschnitte des Darmcanales besitzen, und wir nennen den Theil des Darmtractus »Magen«, in welchen sich die Gallengänge öffnen, und denjenigen Theil, in welchen die Speicheldrüsen münden, die »Mundmasse«. Aus diesem Grunde leuchtet es schon von vornherein ein, dass Drüsen, die sich in den Magen öffnen, niemals Speicheldrüsen sein können.

Werfen wir nunmehr, bevor wir die wahre Bedeutung dieser Drüsen zu ermitteln suchen, einen Blick auf ihren Bau, sowie auf den des Magens und der Leber. Der Magen beginnt eigentlich unmittelbar hinter der Mundmasse, so dass man kaum von einer besonderen Speiseröhre sprechen kann. Er trägt nach innen von der Faser- und Muskelschicht ein einfaches Epithel 0,02 bis 0,03 Mm. grosser Zellen und darauf folgt nach innen eine oft mehr als 0,3 Mm. dicke Schicht, welche aus einfachen schlauchförmigen 0,011 Mm. dicken Drüsenschläuchen besteht, deren histologischer Bau leider von mir nicht näher untersucht worden, so dass sich vor erneuter Untersuchung nicht sagen lässt, ob es gestattet ist, sie der bekannten Cuticularschicht im Muskelmagen der Vögel zu vergleichen. Diese Schicht erinnert sowohl in ihrem Aussehen als in ihrer Consistenz an Knorpel, indem sie zwar weich und sehr elastisch ist, aber doch durch diese an Gummi erinnernde Elasticität dem Magen denselben Schutz gewährt, wie eine harte Kalk- oder Chitinauskleidung. Dass der Magen eines so gefrässigen, jeder Bewaffnung des Mundes baaren Raubthieres wie Tethys eines solchen Schutzes ganz besonders bedarf, wird sofort verständlich, wenn man den Mageninhalt desselben kennen lernt. Ich fand denselben ausser aus Tangstücken bestehen in zahlreichen Crustaceen, kleinen Echinodermen und mehrmals auch kleinen Fischen, von denen einer 4 Cm. lang war. Dasselbe Thier enthielt noch die Otolithen eines andren Fisches, welche diejenigen des ebenbezeichneten um das Doppelte übertrafen. Diese Beschaffenheit der Nahrung macht ebensowohl die Kürze der Speiseröhre verständlich, durch welche jedenfalls die grösseren unverdaulichen Skelettheile wieder ausgeworfen werden, wie auch einige andere Einrichtungen. Es finden sich nämlich um die Einmündungsstelle der Gallengänge und in dem erweiterten Endabschnitte derselben je eine Anzahl von Wülsten und Höckern, welche denselben histologischen Bau wie die ganze Innenschicht des Magens zeigen. Sie bilden

einen Schutzapparat, durch welchen das Eindringen gröberer Nahrungstheile verhütet wird.

Ein ähnlicher sehr dicker breiter und langer bandförmiger Wulst, der aber auch zahlreiche Bindegewebs- und Muskelfasern enthält, findet sich im Mitteldarm, von wo er sich auch in dem Enddarm noch eine Strecke weit fortsetzt. Durch ihn wird dem Eindringen jener groben unverdaulichen Theile der Nahrung eine Schranke gesetzt.

Die Leber ist eine grosse solide den ganzen hinteren Abschnitt der Leibeshöhle füllende Drüse, welche äusserlich von der Zwitterdrüse umgeben ist, welche letztere wiederum von den Zweigen der baumförmig verästelten Niere überzogen ist. Die Axe der Leber nimmt ein weiter, an Umfang von vorn nach hinten hin abnehmender Hohlraum ein, die Fortsetzung des Gallenganges in die Leber. Von ihm treten nach beiden Seiten hin die Ausführgänge der einzelnen Leberlappen ab. Dieser seitliche Ursprung der Gallengänge zweiter Ordnung von einem grossen in der Axe der Drüse gelegenen Stamme, der schon früheren Untersuchern aufgefallen, findet auch in dem Ursprunge der von der äusseren Oberfläche der Leber abtretenden und in die fleischigen Interbranchialanhänge sich verzweigenden Leberschläuche seinen Ausdruck. Diese Schläuche, die ich nach ihrem Entdecker R. Bergh die »Bergh'schen Leberschläuche« zu nennen vorschlage[1]), begeben sich nach aussen um nach kurzem Verlaufe in der Körperwandung in die Interbranchialanhänge einzutreten. Ihre Anzahl konnte von mir aus Mangel an hinreichendem Material nicht mit der erforderlichen Sicherheit festgestellt werden, doch scheinen es nicht mehr wie 2 jederseits zu sein, von denen der vordere linke aus dem Hauptgallengange entspringt. Jedenfalls ist ihre Anzahl eine sehr erheblich geringere, als die der Interbranchialanhänge, zu welchen sie treten, indem jeder Schlauch mehrere derselben versieht. Es geschieht das in der Weise, dass die Verlängerung des Stammes zu dem vordersten der von demselben versorgten Anhänge tritt, von diesem ein Ast zu dem nächst hinteren geht, und von diesem Aste sich wieder ein anderer nach hinten zum nächstfolgenden Interbranchialanhang begibt. Auch an Alkoholexemplaren von Tethys lässt sich jeder dieser Schläuche nach aussen hin bis an die Insertionsstelle des Interbranchialanhanges verfolgen, wo er in der Mitte derselben frei endet, jedoch nicht mit blindgeschlossenem, sondern mit offenem Ende. Die Fortsetzung

[1]) cf. Taf. II. Fig. 1 *B*.

desselben hatte sich in den Interbranchialanhang hineinerstreckt. An einem jungen Thiere, an welchem die vorderen Interbranchialanhänge noch festsassen, konnte ich den Eintritt des Schlauches in den Anhang direct beobachten. Diese Insertionsstelle nun, das Stigma, wie wir sie mit Cuvier nennen wollen, ist auch an Thieren, welche alle Anhänge verloren haben, leicht nachweisbar. Sie liegt zwischen je zwei grossen Kiemen, nach aussen und unten von der zwischen den grossen stehenden kleinen Kieme, und gibt sich dem Auge leicht durch den in Folge des an dieser Stelle mangelnden Epithelüberzuges fehlenden Glanz als eine etwas rauhe unregelmässige Fläche zu erkennen, in deren Mittelpunct die Oeffnung des Bergh'schen Schlauches sichtbar ist.

Die Bedeutung der Interbranchialanhänge ist hiermit nun in unerwarteter Weise aufgeklärt. Es sind Papillen oder Rückenanhänge, welche den gleichnamigen Gebilden der Aeolidien in ihrer Lage und ihrer Beziehung zur Leber gleichen, ohne indessen wohl als directe Homologa derselben bezeichnet werden zu können. Es hat freilich Zeit und Mühe genug gekostet, bis die Bedeutung dieser lange räthselhaften Anhänge aufgeklärt worden. Finden wir doch noch in unseren Tagen die ältere Ansicht vertheidigt, welche in ihnen Parasiten erblickt. Und fürwahr, der Irrthum ist verzeihlich genug, wenn man bedenkt, dass die abgelösten Anhänge nicht nur selbstständige Bewegungen vollführen, sondern auch mit der vorderen als Mund gedeuteten Oeffnung sich fest an Holzstückchen u. s. w. anzuhängen vermögen, wie in glaubwürdiger Weise Otto berichtet, der auch bemerkt, dass die Thiere Flüssigkeiten, die durch den Mund in den Magen injicirt wurden, wieder von sich geben konnten. Die Geschichte dieser vermeintlichen Parasiten ist wohl eine der merkwürdigsten Komödien der Irrungen, welche die Zoologie kennt. Haben doch gerade die späteren Untersuchungen die allerersten Ansichten wieder bestätigt, welche dieselben als Körperanhänge betrachteten. Während nämlich (nach Bergh) Cavolini sie für Kiemen hielt, beschrieb sie Macri als Rückenanhänge. Aber schon vorher hat Cuvier sie richtig als Tentakel bezeichnet. Letzteres muss ich wenigstens (gegen Bergh l. c. p. 352 Anm. 1.) annehmen, da mir die Beschreibung von Cuvier l. c. p. 10 nur auf die Interbranchialanhänge zu passen scheint. Denn Cuvier bemerkt, dass diese kleinen weichen, gelben und oft zweispitzigen Tentakel nur während des Lebens des Thieres ansitzen. Es ist daher wohl anzunehmen, dass Cuvier die abgelösten Interbranchialanhänge selbst gesehen, oder

dass er sie aus der Beschreibung des Herrn DE LAROCHE kannte, der die von CUVIER untersuchten Exemplare auf einer Reise nach den Balearen gefangen.

In dem 1819 erschienenen ersten Bande seiner Entozoensynopsis p. 573 beschrieb RUDOLPHI unter dem Namen Phoenicurus varius von ihm häufig gefundene Ectoparasiten von Tethys, von denen er bemerkt, dass sie schon von RENIER (1807) als Hydatula varia beschrieben seien. Hinsichtlich des anatomischen Baues erwähnt er nur der beiden, von allen späteren Autoren bestätigten Ganglien. Im Jahre 1823 erschien eine ausführlichere Beschreibung derselben von OTTO [1], der in ihnen Uebergangsformen zwischen Planarien und Trematoden sieht und für sie den Namen Vertumnus tethidicola vorschlägt, den er jedoch sogleich in einem Nachworte wieder einzieht als synonym mit der RUDOLPHI'schen ihm zu spät bekannt gewordenen Bezeichnung. OTTO beschreibt die vordere Oeffnung als Mund und gibt an, dass er in einen Magensack führe, dessen Inhalt durch Oeffnungen ins Parenchym gelangen könne.

Eine zutreffendere Beschreibung der Gefässe, die von diesem s. g. Magen aus sich in das Parenchym des Thieres vertheilen, gab im selben Jahre DELLE CHIAJE, welcher im ersten Bande seiner Memorie (Vol. I. 1823 p. 59, Taf. II Fig. 9—15) die Phoenicuri als »Planaria ocellata« beschrieb, den Namen jedoch später (im III. Bande) fallen liess, nachdem er die RUDOLPHI'sche Benennung kennen gelernt. Die Oeffnungen der BERGH'schen Schläuch ein den Stigmaten hielt DELLE CHIAJE Ibid. Vol. II. p. 265) für Oeffnungen des Wassergefässsystemes. DELLE CHIAJE hält die Unterschiede, welche die vordersten und die hinteren Phoenicuri in der Form bieten, für den Ausdruck verschiedener Varietäten, die er sehr geneigt ist als selbständige Species zu trennen. Mehrere neue Arten von Tethys gründete 1825 MACRI [2] auf die Phoenicuri, indem er solche Formen von Tethys, welche alle Phoenicuri verloren haben als eine Art (Th. cornigera), solche, die noch die zwei vordersten Phoenicuri besassen, als eine zweite Art T. parthenopeia), und Thiere, die sich noch im Besitze sämmtlicher Phoenicuri befinden, als eine dritte Species (Th. polyphylla) beschrieb und abbildete.

---

[1] A. W. OTTO. Nov. Act. Nat. cur. vol. XI, P. 2, Bonn 1823 p. 294 bis 300. Taf. 41 Fig. 1.

[2] SAV. MACRI in Atti della reale Acad. d. Scienze. Vol. II, P. 2. Napoli 1825 p. 157—219 u. Tab. I—V.

Der erste, welcher die Phoenicuri wiederum für Körperanhänge der Tethys erklärte, war Verani, der 1840 auf der Naturforscher-Versammlung in Turin darüber eine Mittheilung machte, welche 1842 in Oken's Isis (p. 252) aufgenommen wurde. Gleichzeitig erschien eine ausführlichere Abhandlung von A. Krohn[1], worin der Nachweis geführt wurde, dass die Phoenicuri nicht Schmarotzer, sondern äussere Organe der Tethys seien. Einen Fehler beging Krohn nur darin, dass er den s. g. Magen der Phoenicuri für ein Blutgefäss erklärte. Die wahre Natur dieses Gefässes, der Fortsetzung des Bergh'schen Schlauches, ist erst durch die oben besprochene und bestätigte Entdeckung Bergh's erschlossen worden, wogegen der Nachweis, dass die s. g. Phoenicuri oder die Interbranchialanhänge nicht Parasiten sind, wenigstens in der deutschen Literatur, längst in die Lehrbücher übergegangen ist, so dass es einigermassen befremden muss, dass der hervorragendste unter den jetzt lebenden französischen Zoologen, H. de Lacaze-Duthiers[2], keine Kenntniss davon hat und den Irrthum von der parasitären Natur der Phoenicuri noch aufrecht erhält. Es ist das um so auffallender als schon J. F. Meckel[3] den Bergh'schen Schlauch gesehen und von dem Centrum des Stigma gegen die Leber hin verfolgt hat.

Unverständlich bleibt freilich noch immer der Nutzen dieser Anhänge. Welche Bedeutung hat die ausserordentliche Leichtigkeit mit der sie sich vom lebenden Thiere ablösen? Dürfte es vielleicht in Anbetracht dieses Umstandes und ihrer so auffälligen Färbung gestattet sein, sie für Lockorgane zu halten, durch welche Fische u. a. Tethys zur Beute fallende Thiere angezogen würden. Es scheint mir schwer vom Standpuncte der natürlichen Zuchtwahl aus eine andere Erklärung zu finden, und an geschlechtliche Zuchtwahl ist natürlich bei Zwitterschnecken nicht zu denken. Hinsichtlich der Lebensweise von Tethys scheint mir die Beobachtung hier angeführt werden zu dürfen, dass ich Tethys im Golfe von Neapel nahe bei der Station aus einer Tiefe von 4—5 Faden in zahlreichen Exemplaren auf steinigem Boden gedredgt habe, aber nicht auf schlammigem.

---

[1] A. Krohn. Archiv f. Anat. u. Phys. J. 1842 p. 418—423.

[2] H. de Lacaze-Duthiers. Archives de Zool. e. et. g. T. III. 1874. p. 30.

[3] l. c. p. 17.

Es wird also Tethys wie so viele andere pelagische Thiere des Tages über sich am Boden des Meeres aufhalten.

Die nahe Verwandtschaft der Meliben mit Tethys spricht sich auch darin aus, dass die Meliben dieselben leicht abfallenden Papillen besitzen, wie Tethys, in welche gleichfalls Leberschläuche eintreten.

Kehren wir nach diesem Excurse zurück zu der weiteren Beschreibung der Leber, in deren Drüsenzellen, wie beiläufig bemerkt sein mag, ganz ähnliche Concremente wie in der Niere gebildet werden Das Endstück des Gallenganges erweitert sich vor seiner Mündung in den Magen in unregelmässiger durch die oben beschriebenen Schutzpapillen bedingter Weise, und nimmt hier den Gallengang der linken Nebenleber auf. Der Ausführgang der rechten Nebenleber mündet an entsprechender Stelle selbständig in die Magenhöhle. Die Nebenleber ist eine vielfach verzweigte Drüse, von gelblichbrauner Farbe, deren Schläuche merkwürdiger Weise nicht in der Leibeshöhle liegen, sondern in die Körperwandung vorn und seitlich eingebettet sind. Dieses Verhalten ist darum von besonderem Interesse, weil es zeigt, dass bei diesen tiefstehenden Nudibranchien das Cölom noch nicht vollständig ausgebildet ist. Tethys ist ein halbparenchymatöses, halb cölomatöses Thier, und die Mittelstellung, die Tethys in dieser Hinsicht einnimmt, darf als eine der vielen Bestätigungen meiner weiter unten noch näher zu besprechenden Ansicht betrachtet werden, nach welcher die Phylogenie der »Opisthobranchien« an Plattwürmer und speciell an Turbellarien anknüpft.

Auf den Magen folgt ein blindsackförmig erweiterter Abschnitt, der Mitteldarm wie ich ihn aus morphologischen Gründen lieber denn als einen »zweiten Magen« bezeichnen will. An diesen kurzen, durch Einschnürungen nach beiden Seiten hin abgesetzten Abschnitt schliesst sich der ebenfalls nur kurze, ziemlich weite Enddarm an. Der After liegt auf dem Rücken rechts, nach innen von der durch die Kiemen gebildeten Längslinie, neben und über der dritten Kieme auf einer besonderen kleinen Papille.

Nachdem wir somit die anatomische Beschreibung des Darmtractus gegeben wird es nunmehr gestattet sein, eine Deutung der einzelnen Abschnitte zu versuchen und zu sehen wie weit sich die Homologieen mit den entsprechenden Organen der übrigen Nudibranchien feststellen lassen. Es ergibt sich nun dabei, dass sich der Darmtractus von Tethys sehr leicht auf das von den Acolidien her allgemein bekannte Schema zurückführen lässt. Dieses ist bekannt-

lich folgendermassen characterisirt. Aus der Mundmasse führt eine kurze weite Speiseröhre unmittelbar in den Magen, der sich nach hinten in einen spitz zulaufenden Blindsack auszieht, den man als den Hauptgallengang ansehen muss und aus welchem nach beiden Seiten hin die Gallengänge der einzelnen Leberlappen abtreten. Hinter dem vordersten Paare derselben entspringt von der oberen Wand des Magens oder wenn man will des erweiterten Anfangsstückes des Gallenganges, der kurze Darm. Jene beiden vor der Abgangsstelle des Darmes gelegenen Gallengänge und die zu ihnen gehörigen Leberlappen, von denen also einer rechts und einer links vom Darme liegt, sind die Homologa der Nebenlebern von Tethys. Aus der Aeolidienleber leitet sich diejenige der übrigen Nudibranchien und der Heliceen in verschiedener Weise ab, wie ich an der Hand eines reichen vergleichend anatomischen Materials demnächst zeigen werde. Hier möge nur die Bemerkung noch Platz finden, dass die Hauptmasse der Leber immer aus dem hinteren Stamme hervorgeht, mit welchem bald nur die eine, bald beide Nebenlebern verschmolzen sind, falls diese nicht, wie in vielen Fällen, sich als selbständige Organe erhalten. Die Beziehung der Abgangsstelle des Darmes zu den Gallengängen ist eine so constante, dass sie einen wichtigen phylogenetischen Rückschluss nahe legt, der angesichts der zahlreichen anderen für die Abstammung der Nudibranchien von Plattwürmern sprechenden Gründe als kein zu gewagter erscheinen kann. Es ist der, dass die wurmartigen Vorfahren der Nudibranchien keinen After und keinen Enddarm besessen haben, dass dieser eine Neubildung der Mollusken ist, dessen Entstehung von der eben bezeichneten Stelle zwischen erstem und zweitem Paare der seitlichen Gallengänge ausging. Der After lag vermuthlich anfangs dorsal, und ist erst im Laufe der Zeit an die rechte Körperseite herabgetreten. Alle diese Stadien finden sich noch in der Anatomie der bis jetzt bekannten Nudibranchien vertreten. Ich bemerke dies ausdrücklich, weil alle jene Ableitungen nicht etwa von mir erdachte und angenommene sind, sondern die Ergebnisse vergleichend anatomischer Studien, welche eingehend darzulegen hier zu weit abführen würde. Mollusken ohne After kennt man bis jetzt noch nicht, es ist auch sehr viel weniger wahrscheinlich, dass man sie noch kennen lernen wird wie umgekehrt Dendrocoelen mit After. Denn auf Dendrocoelen weisen uns alle anatomischen Verhältnisse der niedersten Nudibranchien hin. Dass der Darmtractus dem nicht widerspricht, bedarf kaum der Erwähnung, denn alle einzelnen Theile

lassen sich in ungezwungenster Weise auf einander beziehen. Der Rüssel oder Pharynx wird zur Mundmasse, das Anfangsstück des Darmes zu Oesophagus und Magen, die Verzweigungen des Darmes zur Leber. Dass überhaupt gerade bei den Nudibranchien zwischen Darmanhang und Leber weder morphologisch noch functionell eine scharfe Grenze gezogen werden kann, hat der Streit über den Phlebenterismus sattsam gezeigt.

Dieselbe Beschaffenheit der Leber wie bei Tethys findet sich bei den schon seit CUVIER in nahe Beziehung zu Tethys gebrachten Tritonien und Scyllaeen, sowie besonders auch den Dendronotiden. Bei ihnen allen ist die Leber nicht verästelt wie bei den Aeolidien, sondern eine compacte Masse, aus welcher nur einzelne sich vielfach theilende BERGH'sche Schläuche entspringen. Ob letztere auch bei den Tritonien sich finden, ist noch näher zu untersuchen, sicher sind sie aber nachgewiesen bei Scyllaea, Lomanotus und Dentronotus. Namentlich letztere Gattung gleicht auch hinsichtlich der Leber Tethys sehr, indem in den Magen hinten der Hauptgallengang, vorn jederseits der Ausführgang der ganz selbständigen, verästelten Nebenleber einmündet.

3. Der Geschlechtsapparat.

Die grosse Zwitterdrüse bildet einen dicken Ueberzug über die rings von ihr umschlossene Leber. Ihre äussere, in mehr oder minder quadratische Lappen getheilte Oberfläche wird von der baumförmig verästelten Niere überzogen. Aus ihr entspringt ein gewundener Zwittergang, der sich dicht bei der Prostata in die beiden Leitungswege theilt. Der weibliche oder Uterus nimmt eine grosse Eiweissdrüse auf, die in ihn ihr Secret entleert, sowie weiter unten, nahe dem äusseren Orificium das kurzgestielte Receptaculum seminis. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt zusammen mit der männlichen in einer geräumigen Tasche, einer Grube der Haut, welche an der rechten Körperseite weit vorne, vor der ersten Kieme liegt und von einem Hautlappen überdeckt wird.

Das Vas deferens beginnt unmittelbar vor der Prostata als ein sehr enger Canal. Die Prostata ist eine kugelige Drüse von tubulösem Baue. Sie besteht aus zahlreichen, grossentheils gabelig gespaltenen Drüsenschläuchen, welche sich alle jederseits in einen grossen Stamm sammeln, der in den hier etwas erweiterten männlichen Gang einmündet. Das feinkörnige, hier dem Samen beige-

mengte Secret der Prostata verleiht demselben eine gelbliche Farbe, so dass auch das Vas deferens nach dem Austritt aus der Prostata eine andere Farbe zeigt, wie vorher[1]. Das Vas deferens endet in dem steifen nach der Spitze hin sich bedeutend verjüngenden Penis, welcher aus dem Geschlechtsatrium oft weit hervorragt. Neben ihm befindet sich noch ein anderes, zum Penis in naher Beziehung stehendes Organ, welches ich als »Penistasche« bezeichnen möchte. Bei der ersten grossen von mir darauf untersuchten Tethys zeigte dieselbe das in unserer Fig. 2 *ps* dargestellte Verhalten. Dieselbe bildete eine hohle Ausstülpung der Körperwandung, einen neben dem Penis aus dem Geschlechtsatrium frei hervorhängenden blindsackartigen Schlauch, der an seinem äussersten freien Ende wie ein an der Spitze in sein Lumen eingestülpter Handschuhfinger eingezogen war. Die kurze, nach aussen offene, durch diese Einstülpung gebildete Tasche war mit Sperma gefüllt. Eines der später von mir untersuchten Exemplare zeigte indessen ein ganz anderes Bild Fig. 3). Hier war die in Fig. 2 nur auf die Spitze sich erstreckende Einstülpung eine völlige, so dass die Penisscheide einen nach aussen offenen und frei in der Leibeshöhle liegenden Sack bildete, eine Einstülpung der Haut nach innen. Dieselbe war ganz mit frischem Sperma erfüllt, welches aus dem Penis stammte, der, wie Fig. 3 es zeigt, gleichfalls in der Tasche lag. Wir haben es also in dieser Penisscheide zu thun mit einem Sack, in welchen der Penis sein Sperma entleeren kann, und diese Thatsache verdient um so mehr Beachtung als gerade bei Tethys die von mir als männliche Samenblase in Anspruch genommene Vesicula seminalis, die wir sonst bei den Zwitterschnecken so verbreitet finden, fehlt. Ihre Stelle vertritt in functioneller Hinsicht die Penistasche. Die Wandung der Penistasche ist nicht drüsig, sondern besteht aus einer Bindegewebsgrundlage und einem nicht flimmernden Epithel. An demselben grossen geschlechtsreifen Thiere, an welchem das eben beschriebene Verhalten der Penistasche beobachtet wurde, zeigte sich das Receptaculum seminis mit Sperma gefüllt. In dem Uterus fanden sich nur wenige Eier, dagegen, namentlich im oberen dem Zwitterdrüsengang genäherten Theil viel Sperma. Dasselbe ging nach oben hin continuirlich in die den Zwitterdrüsengang und das Vas deferens erfüllenden Samenmassen über. Es geht daraus hervor, dass wenigstens für Tethys

[1] cf. Fig. 4.

das bekannte Schema nicht richtig ist, nach welchem an der Stelle, wo der Zwitterdrüsengang der Zwitterschnecken sich in die männlichen und weiblichen Leitungswege spaltet, auch eine Scheidung der beiden Geschlechtsproducte in der Weise eintreten solle, dass die Eier sich in den Uterus, die Spermatozoen aber in's Vas deferens sich begeben. Da ich auch an Helix pomatia die gleiche Beobachtung gemacht, so glaube ich, dass man um so eher diesen Modus für einen allen Zwitterschnecken gemeinsamen wird halten dürfen, als durch denselben wieder eine jener zahlreichen Schwierigkeiten beseitigt wird, welche noch immer einer klaren Erkenntniss der physiologischen Vorgänge des Geschlechtslebens der Zwitterschnecken entgegen stehen. Denn wenn es auch nicht allzuschwer verständlich ist, weshalb die Eier eher in den weiten Uterus als in das enge Vas deferens eintreten, so ist doch durchaus unklar, wie es kommen solle, dass die in enormer Masse den Zwitterdrüsengang verlassenden Spermatozoen nur in den Samenleiter, nicht auch in den Eileiter eintreten sollten. Diese allgemein verbreitete, aber nur erschlossene, nicht erwiesene und wie meine Beobachtungen zeigen auch nicht erweisbare, Annahme ist eben eine falsche. An dem peripheren Ende des Zwitterdrüsenganges treten die grossen Eierstockseier in den weiten Eileiter, die Spermatozoen theils ins Vas deferens theils auch in den Eileiter. Die in letzteren gelangten Samenfäden gehen zu Grunde, die in jenen eingetretenen werden durch die Beifügung des Prostatasecretes zu befruchtungsfähigem Sperma. Welcher Art die in dem einen wie im andren Falle mit dem Sperma vorgehenden Veränderungen sind, ist noch durch genauere, namentlich chemische Untersuchungen zu ermitteln. Man könnte daran denken, dass die von der Eiweissdrüse und den Wandungen des Uterus gelieferten Secrete zerstörend auf das frisch gebildete Sperma einwirken, und dieses erst durch Zufügung des Prostatasecretes dagegen resistent gemacht werde. Es wäre aber auch möglich, dass die im Zwitterdrüsengange noch total mangelnde, oder in kaum nachweisbaren Spuren vorhandene Beweglichkeit der Samenfäden erst durch das Prostatasecret, direct oder indirect (durch nachträgliche Einwirkung der Uterussäfte) hervorgerufen würde. Damit löst sich in ungezwungener Weise das grosse Räthsel, durch welche Vorrichtungen bei den Zwitterschnecken die Selbstbefruchtung verhindert werde. Bisher konnte eine Lösung nur durch die, wie wir gleich sehen werden, wenig plausibele Annahme erklärt werden, dass der Same eines Thieres auf die von ihm selbst er-

zeugten Eier nicht befruchtend einwirken könne. Dem widersprechen aber die in der Literatur verzeichneten Fälle[1], von Fortpflanzung bei isolirt erzogenen Schnecken, die a priori um so weniger als unmöglich bezeichnet werden dürfen, als bekanntlich auch Selbstbegattung beobachtet ist, und zwar in zuverlässigster Weise, nämlich von K. E. v. Baer[2] an Limnaeus auricularis. Letztere Thatsache könnte von der anderen Seite nur als Onanie aufgefasst werden, wogegen meine Theorie nicht nur die Selbstbegattung sondern auch die Selbstbefruchtung in ungezwungenster Weise zu erklären vermag. Wird nämlich nach derselben der Samen der Zwitterschnecken erst durch die Zufügung des Prostatasecretes reif oder befruchtungsfähig, so kann auch die Möglichkeit der Selbstbefruchtung nach vorausgegangener Selbstbegattung nicht mehr geläugnet werden. Für meine Theorie spricht ausser diesen nur mit ihrer Hülfe erklärbaren Facten zur Genüge schon die blosse Existenz der Prostata und ihre allgemeine Verbreitung bei den Zwitterschnecken, welche nicht gestattet diese Drüse als ein unnützes Organ anzusehen, vielmehr deutlich dafür spricht, dass erst durch den Zusatz ihres Secretes alle jene Bedingungen gegeben sind, ohne deren Erfüllung im natürlichen Verlauf der Dinge die Möglichkeit einer wirksamen Befruchtung nicht vorhanden ist.

Ist meine Hypothese richtig, so darf eine Fortpflanzung von isolirt erzogenen und nicht von anderen Individuen begatteten Schnecken, vorausgesetzt natürlich, dass nicht etwa Parthenogenese im Spiele sei, nur bei solchen Gattungen sich nachweisen lassen, bei welchen

---

[1]) Von Oken an Limnaeus auricularis (Isis 1817 p. 320) und Robin in Compt. rend. Soc. Biol. 1849 p. 89 und Compt. rend. 1851 p. 333. Die Beobachtung Oken's ist wohl als ganz zuverlässig anzusehen, nicht so diejenige von Robin. Dieser isolirte einen jungen Limnaeus stagnalis »à coquille incomplète«, und erhielt drei Jahre hindurch je 6—10 Laiche mit befruchteten Eiern. An und für sich beweist dieser Versuch gar nichts, da wir wissen, dass die Begattung meist schon lange vor Beendigung des Schalenwachsthumes eintritt. Noch weniger ist natürlich mit dem zweiten Versuch bewiesen, wo ein Limax flavus Eier ablegte, der längere Zeit isolirt in Gefangenschaft gehalten wurde, und sich folglich nicht habe begatten können, denn es steht fest, dass zwischen Begattung und Eierablage bei den Heliceen in der Regel Wochen, jedoch auch mehrere Jahre liegen können. Der Versuch mit Lymnaeus würde jedoch in dem Falle entscheidend sein, wenn bei genauer Untersuchung sich erweisen würde, dass wie bei Helix der Same nur für ein Jahr oder richtiger eine Saison des Geschlechtslebens verwendet wird.

[2]) Müller's Archiv 1835 p. 224.

der Bau des Genitalapparates die anatomische Möglichkeit einer Selbstbegattung zulässt. Das ist nun in der That der Fall bei den Lymnaeen, den einzigen Zwitterschnecken, von welchen bisher Selbstbegattung und Selbstbefruchtung bekannt geworden, indem bei diesen nicht wie bei den Heliceen ein gemeinsames Geschlechtsatrium existirt, sondern der Penis weit genug von der weiblichen Genitalöffnung entfernt liegt, um eine Einführung desselben in die eigene Vagina zu gestatten.

Meckel sowohl wie Cuvier und delle Chiaje betrachten die Zwitterdrüse (die Bohadsch für den Hoden hielt) als das Ovarium, die Prostata aber als den Hoden. Den Zusammenhang der letzteren mit dem Zwitterdrüsengang — ihrem Oviduct — erkannten sie nicht. Cuvier und Meckel beschrieben die Penistasche, die sie auch abbilden. Eine recht gute Abbildung des Penis und der Penistasche (seines »Nebensackes«) hat Bergh (l. c. Taf. 46 Fig. 15) gegeben.

Die einzige Differenz, die hinsichtlich des Genitalapparates zwischen Tethys und der Mehrzahl der übrigen Nudibranchien besteht, liegt in dem Mangel der Vesicula seminalis und der Existenz der Penistasche.

4. Die Niere.

Die Niere von Tethys ist eine baumförmig verästelte Drüse, deren verzweigte Schläuche die Leber und die sie grossentheils umgebende Zwitterdrüse umspinnen. Die äussere Oeffnung ihres Ausführganges liegt etwas hinter dem After, auf der Papille, welche auf ihrer Spitze die Analöffnung trägt. Der Endabschnitt des Ausführganges der Niere oder der Ureter [1]) ist ein ziemlich weites Rohr, dessen Wandungen zum Theil noch drüsiger Natur sind. Er spaltet sich nach kurzem Verlaufe in seine zwei Hauptäste, von denen der eine in die Tiefe hinabsteigt, der andere sich oberflächlich d. h. auf der dorsalen Partie der Eingeweidemasse verzweigt. Die Drüsenschläuche [2]), welche die Niere bilden, bestehen aus einer äusseren structurlosen Membrana propria und einem Epithel von Drüsenzellen, deren Durchmesser 0,015 Mm. für die Zelle und 0,007 Mm. für den Kern beträgt. Die Mehrzahl der Zellen zeigt indessen nicht diese

[1]) cf. Fig. 1 *u*.
[2]) cf. Fig. 6.

Proportionen, sondern durch die Bildung der Excretionsbläschen erheblich grössere. Diese Zellen[1] messen dann 0,0286 Mm. und mehr. Die Vergrösserung, an welcher der Kern nicht Theil nimmt, kommt ausschliesslich auf Rechnung des Excretionsbläschens, das schliesslich fast die ganze Zelle erfüllt. Es enthält eine verschieden grosse Anzahl von Harnconcrementen, deren Grösse meist 0,007 bis 0,009 Mm. beträgt. Flimmerung vermochte ich in der Niere nicht nachzuweisen. An den grösseren Aesten und Stämmchen enthält die Wandung nach aussen vom Epithel noch zahlreiche Bindegewebs- und Muskelfasern.

Auf dem Ureter sitzt etwa in der Mitte zwischen seiner Mündung und der Gabelung ein rundliches kleines drüsiges Organ an, das mit seinem anderen Ende am Pericardium festsitzt, der Pericardialtrichter[2] (Nierenspritze Bgh.), wie ich ihn nennen werde. Bei genauerer Untersuchung ergibt sich, dass es hohl ist und einerseits mit dem Lumen des Ureter in weiter Communication steht, andererseits durch eine kleinere runde Oeffnung mit der Pericardialhöhle zusammenhängt. Die letztgenannte Oeffnung liegt in einer Membran, welche quer zur Axe des Pericardialtrichters steht, und sein Lumen von dem des Pericardium trennt. In dieser Membran liegen um die Oeffnung herum zahlreiche ringförmig angeordnete Muskelfasern, die also einen Sphincter bilden, durch welchen die Communication zwischen Niere und Pericardium nach Belieben aufgehoben werden kann. So erklärt es sich, dass es mir bei noch lebenden oder erst vor sehr kurzer Zeit gestorbenen Thieren nie gelang farbige Flüssigkeit vom Ureter durch den Pericardialtrichter ins Pericardium zu injiciren, was sofort an Thieren gerieth, die schon einige Zeit todt waren, und bei denen daher die Muskeln ganz erschlafft waren. Der die Oeffnung umgebende freie Rand trägt Flimmerepithel, was an das ähnliche, z. B. bei Phylliroë bestehende Verhalten erinnert. Die Wandung des Trichters ist ziemlich dick und besteht grossen Theils aus denselben Drüsenschläuchen die auch die Niere zusammensetzen. Sie liegen an der innern dem Lumen zugekehrten Seite, und zwar so, dass die blinden Enden der Drüsenschläuche gegen die Sphinctermembran gerichtet sind. Nach unten gegen den Ureter hin treten je 10—12 Schläuche zu einem kurzen breiten Ausfuhrgange zusammen, der an der Basis des Trichters in den Ureter

[1] cf. Fig. 7.

[2] cf. Fig. 1 *tr*.

mündet. Ganz ähnlich habe ich auch bei vielen anderen Nudibranchien den Bau des Pericardialtrichters gefunden.

Durch den Ureter wird mithin nicht nur das Wasser eingeführt, durch welches die festen Concremente der Niere ausgespült werden, wobei wohl auch die Muskelzellen in den Wandungen der Nierengänge eine Rolle spielen mögen, sondern auch das Wasser, welches dem Blute zugeführt wird. Dies lehrt nicht blos der anatomische Befund, sondern auch die directe Beobachtung des lebenden Thieres. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht eine von TRINCHESE[1]) gemachte Beobachtung. Dieselbe bezieht sich auf sein gen. Ercolania, das er zu den Aeolidien stellt, das aber sicher nicht dahin, sondern zu den Hermaeen, also in die Nähe der Elysien, Cyercen, Limapontien u. s. w. zu stellen ist. Bei diesem jederseits mit 2 Reihen keulenförmiger Kiemen versehenen Thiere liegt neben dem in der Medianlinie gelegenen After eine Oeffnung, die in das von TRINCHESE als Hydrocardium bezeichnete Endstück der Niere führt. Diese Oeffnung, so berichtet TRINCHESE (l. c. p. 105), öffnet und schliesst sich von Zeit zu Zeit. Sobald sie sich öffnet, erweitert sich das Hydrocardium, sobald sie sich schliesst contrahirt sich dasselbe, und zur selben Zeit schwellen die Kiemen an. Dieses Factum weist auf eine directe (von TRINCHESE nicht gesehene) Communication zwischen dem Hydrocardium und dem Innern der Kiemen hin. Ich glaubte hier diese interessante Beobachtung anführen zu dürfen, weil sie geeignet ist Licht zu werfen auf die Bedeutung der Pericardialöffnung der Niere, deren verbreitetes Vorkommen auch bei Pteropoden und Heteropoden namentlich durch GEGENBAUR's klassische Untersuchungen bekannt geworden. Das eingeführte Wasser dient natürlich nicht nur zur Verdünnung des Blutes oder der Volumveränderung des Körpers, sondern wesentlich auch zur Respiration, die mithin nicht sowohl eine äussere, wie namentlich auch eine innere ist. Dieser Gesichtspunct dürfte wohl auch mit in Betracht zu ziehen sein, wenn es sich darum handelt die bei den übrigen Mollusken bestehenden Einrichtungen zur Wasseraufnahme in den Körper in ihrer physiologischen Bedeutung richtig zu würdigen.

Die Niere von Tethys ist lange übersehen worden. MECKEL sah nur den Pericardialtrichter, CUVIER beschrieb die äussere Oeffnung und den Ureter. Auch DELLE CHIAJE kam in der ersten Auf-

[1]) S. TRINCHESE. Annali del Museo civico di storia nat. di Genova. pub. p. G. DORIA. Vol. II. 1872 p. 86—132. Pl. 4—13.

lage der Memorie nicht weiter. In der zweiten Auflage dagegen gibt er eine im Ganzen zutreffende Beschreibung derselben. Leider ist mir dieselbe in Göttingen nicht zugängig, doch glaube ich mich von Neapel her, wo sie in der Bibliothek der zool. Station sich findet, zu erinnern, dass DELLE CHIAJE dort den Pericardialtrichter beschreibt, ohne jedoch seine Bedeutung und seinen Zusammenhang mit Ureter und Pericardium richtig erkannt zu haben. Auch LEYDIG (Lehrbuch d. Histologie 1857 p. 475) hat das Verhältniss der Niere zur Leber nicht richtig erkannt, indem er die Niere nicht als selbständiges Organ erkannte, sondern sie für die modificirte Aussenschicht der Leber hielt.

Die verästelte Niere von Tethys steht der Niere der Plattwürmer, dem sog. Wassergefässsysteme derselben noch sehr nahe. Sie unterscheidet sich nur durch den Besitz des Pericardialtrichters. Ob dieser allen Nudibranchien (auch Rhodope?) zukomme, und sich auf irgend welche Einrichtungen bei Turbellarien zurückführen lasse, oder ob er eine Neubildung der Mollusken darstelle, ist noch näher zu untersuchen. Es ist dies der einzige wichtige noch unklare Punct, den man meiner Ableitung der Nudibranchien von Turbellarien entgegen halten kann.

5. Ontogenie von Tethys.

Bei dem Interesse das gerade Tethys hinsichtlich seiner systematischen Stellung darbietet, war es mir sehr angenehm in Neapel (im December) ihre Ontogenie kennen zu lernen. Ich fand dieselbe bis zur Ausbildung der Larve in genau derselben Weise vor sich gehen, wie bei den andern von mir daraufhin untersuchten Opisthobranchien. Die Furchung ist von Anfang an eine ungleichmässige, indem durch dieselbe das Ei zunächst in zwei ungleich grosse Furchungskugeln zerfällt, von denen die grössere dunklere sich sehr viel langsamer weiterhin theilt, die kleinere hellere aber durch fortgesetzte Theilungen bald eine grössere Anzahl kleiner blasser Zellen liefert, welche die grossen Kugeln umwachsen. Dieser Umwachsungsprocess ist meist schon beendet wenn die Zahl der innern aus der grossen dunklen ersten Furchungskugel hervorgegangenen Zellen noch nicht mehr als 2–3 beträgt. Die weiteren Veränderungen betreffen zumeist die lebhaft sich vermehrenden Ectodermzellen, welche am vorderen Pole eine zum Velum werdende Anhäufung bilden, am hinteren die Entodermzellen einschliessenden Pole nach aussen eine sehr feine zuerst mehr häutige Larvenschale ab-

sondern. Unter und hinter dem Velum bilden sie an der ventralen Seite einen kleinen stumpfen Höcker, der zum Fusse wird, und dessen Zellen sehr kurze Wimpern tragen, indessen der Rand des Segels von langen Cilien eingesäumt wird. Die Gestalt des Velum erscheint von oben gesehen bisquitförmig indem der Mitteltheil schmäler als die Aussenpartien ist. Der cilienbesetzte Rand ist vollkommen continuirlich.

Es ist wohl zu beachten, dass der Mund auf der Fläche des Velum gelegen ist, was wenn ich recht gesehen auch schon bei der Larve der Fall ist. Die weiteren Entwicklungsstadien habe ich nicht verfolgt; doch scheint mir durchaus kein Grund vorhanden, die schon von Lovén ausgesprochene Vermuthung für unwahrscheinlich zu halten, wonach das Velum der Larve in das des erwachsenen Thieres übergehe. In diesem Falle wie in so vielen anderen muss ich entschieden für Lovén eintreten gegen Huxley, der in dem Velum der Larve den vorderen Theil des Epipodium sieht. Ein genaues Eingehen auf die Ansichten Huxley's würde hier viel zu weit führen. Ich kann aber an dieser Stelle nicht unterlassen, meine Verwunderung darüber auszudrücken, dass die in jener Abhandlung [1]) entwickelten Ansichten über die morphologischen Verhältnisse des Molluskenkörpers noch immer Geltung in der Wissenschaft haben. Ein strenges Examen derselben würde sie der Reihe nach sämmtlich als ganz unhaltbar erweisen, ebenso wie gegenwärtig wohl sogar der Verfasser selbst nicht mehr an die Existenz eines »Archetype of the cephalous Mollusca« glauben dürfte. Wird man nun auch zahlreiche der Irrthümer jener Abhandlung mit der damals noch viel zu geringen Unterlage embryologischer Beobachtungen als vorschnelle Verallgemeinerungen entschuldigen können, so wird Huxley doch den Vorwurf nicht zurückweisen können, sich an eine Arbeit gemacht zu haben, zu der seine Kräfte um so weniger ausreichten, als er das damals vorhandene Material von Untersuchungen über die Körperbeschaffenheit und den inneren anatomischen Bau der Gastropoden durchaus nicht beherrschte, und daher selbst von denjenigen Thatsachen, die sich in seinem Sinne verwerthen liessen, vielfach keine Kenntniss hatte (z. B. Epipodium bei Prosobranchien). Selbst jetzt ist noch kein einziges Organsystem bei den Mollusken derartig untersucht, dass man versuchen könnte die Homologieen festzustellen, sei

[1] Th. H. Huxley. On the Morphology of the Cephalous Mollusca. Philos. Trans. Vol. 143. P. I. London 1853. p. 29—65 u. Pl. II—V.

es nun Fuss oder Mantel, Schale, Nervensystem oder was man sonst auch nehmen mag!

Gewiss wäre es Unrecht, die genannte Abhandlung Huxley's mit demselben Massstabe zu messen, den wir heutigen Tages an vergleichend anatomische Arbeiten anlegen müssen. Allein durch meine Bemerkungen sollte auch nicht die historische Bedeutung jener Arbeit in Frage gezogen, sondern nur Verwahrung eingelegt werden, gegen die fernere Beibehaltung der Huxley'schen Deutungen.

Die kurze Darstellung der Ontogenie von Tethys, die wir hier gegeben, mag genügen, um zu zeigen, dass dieselbe sich ganz der durch zahlreiche Untersuchungen bekannten Entwicklungsgeschichte der übrigen Opisthobranchien anschliesst. Der Umstand, dass schon bei so niedrig stehenden Opisthobranchien wie Tethys und Limapontia (wo sie von Fr. Müller untersucht ist) die Ontogenie bis zur Larvenbildung genau in derselben typischen Weise abläuft wie bei den höchststehenden, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, das genau dieselbe Larvenform sich auch noch bei manchen marinen Turbellarien werde nachweisen lassen.

6. Die Phylogenie der Gastropoden.

Schon oben wurde, anlässlich der Behandlung des Nervensystemes darauf hingedeutet, dass die Stellung, welche man Tethys bisher im Systeme angewiesen, den anatomischen Differenzen nicht genügend Rechnung trage. Um die Bedeutung, welche ihr meinen Untersuchungen zufolge zukommt, richtig darstellen zu können, muss ich hier einiges von den allgemeinen Resultaten mittheilen, zu denen ich gelangt bin, wogegen ich hinsichtlich der Details auf mein Buch verweisen muss, durch welches überhaupt die bisherige, grossentheils auf Schale und Radula gebaute Systematik der Gastropoden sehr erhebliche Umänderungen erleidet. Eines der weitgreifendsten Ergebnisse meiner keineswegs auf das Nervensystem beschränkten Untersuchungen über Molluskenanatomie ist die Auflösung des »Typus« der Mollusken durch den Nachweis seiner polyphyletischen Abstammung. Es ist in der That angesichts des Materiales, das ich vorlegen werde, durchaus unstatthaft noch ferner von einem »Typus« der Mollusken zu reden, selbst wenn man denselben, wie das gegenwärtig wohl keiner Begründung mehr bedarf, beschränkt auf die Lamellibranchien, Gastropoden und Cephalopoden, oder wie ich lieber sagen möchte die Acephala und die

Cephalata. Letzteren Namen möchte ich, bis zur Aufstellung eines auf die Verwandtschaftsverhältnisse begründeten natürlichen Systemes, vorschlagen als interimistische Bezeichnung für die durch die Verbindung der Cephalopoden mit den Gastropoden entstandene Klasse der »Mollusken«. Eine solche Verbindung erweist sich angesichts der nahen Verwandtschaft der Cephalopoden mit den gymnosomen Pteropoden als eine Nothwendigkeit. Indem ich nun hier auf die Acephalen nicht eingehen und von den Ordnungen der Cephalaten die Scaphopoden, Heteropoden, Pteropoden und Cephalopoden gleichfalls nicht mit in die Betrachtung ziehe, werde ich hier mich auf die eigentlichen Gastropoden s. str. oder Platypoden (R. Leuckart) beschränken, d. h. auf die von den Prosobranchien, Opisthobranchien und Pulmonaten gebildete Unterklasse. Ich will an dieser Stelle nicht darauf eingehen, zu zeigen wie diese, namentlich aber die beiden letzten Ordnungen durchaus unnatürliche und unhaltbare Gruppen sind, sondern hier nur das hervorheben, dass auf diese Weise ganz heterogene Elemente mit einander verbunden werden, nämlich die Prosobranchien einerseits, die Opisthobranchien und Pulmonaten andrerseits. Von diesen gehören die letzteren beiden Ordnungen so eng zusammen, dass die Grenze zwischen beiden nur in ganz künstlicher Weise gezogen werden kann. Der Nachweis der durch die opisthobranchen Peronien und Veronicellen gehenden Abstammung der stylommatophoren Pulmonaten von den »Opisthobranchien«, wobei das Endstück des Ureter zur Lunge wird, bildet von den vielen phylogenetischen Reihen, die ich durch meine Untersuchungen gefunden habe, eine der vollständigsten. Andrerseits nun bilden die Prosobranchien eine durchaus nicht mit jenen verwandte Gruppe. Die Aehnlichkeiten, welche zwischen ihnen und den übrigen Gastropoden bestehen, sind nur durch die Anpassung an gleiche Lebensverhältnisse bedingt, aber nicht durch verwandtschaftliche Beziehungen. Die Verwandtschaft zwischen einer Helix und einer Helicina ist, wenn meine Untersuchungen und Folgerungen richtig sind, keine nähere als etwa die zwischen einer Fliege und einem Blutegel. Ich habe nämlich gefunden, dass *der Ursprung der Prosobranchien auf Gliederwürmer, derjenige der Opisthobranchien auf Plattwürmer zurückgeht*. Am wenigsten dürfte wohl die letztere Behauptung auf Widerstand stossen, da die Aehnlichkeit der niedrigsten Nudibranchien mit Turbellarien schon viele Zoologen frappirt hat, und zwar Zootomen sowohl wie Systematiker. Lebhaften Widerspruch dagegen mag wohl meine Darlegung der Phylogenie der Prosobranchien finden. Meine Unter-

suchungen über diese arg vernachlässigte Abtheilung der Mollusken haben mich dahin geführt, als die tiefststehenden Prosobranchien die Rhipidoglossen oder Scutibranchien und speciell Fissobranchiaten (Haliotis, Fissurella zu erkennen, sowie endlich die mit diesen eng zusammenhängenden Chitoniden. Das Nervensystem der letzteren nun, das bisher sehr ungenau bekannt war, hat zu sehr unerwarteten Ergebnissen geführt. Ich habe nämlich zwischen den beiden langen innern Fussnervenstämmen von Chiton cinereus Quercommissuren gefunden, und dieselben wiedergefunden bei Fissurella und Haliotis, bei welch letzterer sie schon Lacaze-Duthiers gesehen hat. Darauf allein ist jedoch nicht im Mindesten die Aehnlichkeit des Nervensystemes von Chiton mit dem der Gliederwürmer, namentlich der Oligochaeten, beschränkt, sie spricht sich namentlich auch unverkennbar aus im Verhalten der Schlundcommissur, doch würde es zu weit abführen hier näher darauf einzugehen. Gerade bei Chiton wird ein solches Verhalten nicht so sehr überraschen, wenn schon es sehr die Frage sein muss, wie weit den Ideen, die sich schon so manche Zoologen über die systematische Stellung von Chiton gemacht, eine gewisse Berechtigung zuerkannt werden darf, da ich nämlich die Zahl der Quercommissuren der Bauchkette grösser finde, wie die der äusseren Segmente, und überhaupt wohl die Rückenplatten nur als eine späterworbene und nicht characteristische Neubildung der Chitoniden betrachtet werden dürfen.

Unter diesen Umständen gewinnt die merkwürdige und bisher nicht verwerthbare Thatsache, dass die Ontogenie von Chiton sich derjenigen der Anneliden anschliesst, ein ganz besonderes Interesse. Ich bin gern bereit diese Thatsache als eine wichtige Stütze meiner phylogenetischen Ableitungen anzuerkennen, so gering ich im Allgemeinen auch die Bedeutung der Ontogenie für die Auffindung der Phylogenie anschlagen muss, denn die einzige sichere Grundlage für die Ermittlung der Phylogenie bildet die vergleichende Anatomie, wogegen der Ontogenie nur die Rolle eines zwar werthvollen aber doch untergeordneten Hülfsmittels zukommt. Die wichtigste Aufgabe der modernen auf dem Boden der Descendenzlehre stehenden Zoologie, soweit überall die Ermittelung der Verwandtschaftsverhältnisse der Thiere ihr Ziel ist, scheint mir die Feststellung der Homologieen zu sein. Diese ergeben sich aber mit Sicherheit nur auf dem Wege der vergleichenden Anatomie, nicht oder nur selten aber auf dem der Ontogenie. Wir hören nicht auf, Organe, welche die vergleichende Anatomie als homologe erweist auch fernerhin als solche zu betrachten, wenn

wir erfahren, dass sie auf verschiedene Weise entstehen, wenn mit andren Worten die Ontogenie sie als heterogenetische Organe erweist. Es würde zu den grössten Absurditäten führen, auch die bestbegründeten Lehren der vergleichenden Anatomie auf den Kopf stellen heissen, wollte man die Abstammung aus dem gleichen Keimblatte zum bedingenden Kriterium der Homologie machen, resp. Organe nicht mehr für homologe erklären, sobald sich zeigt, dass sie verschiedenen Keimblättern entstammen. Ein und dasselbe Organ kann bei verwandten Thieren auf verschiedene Weise ontogenetisch entstehen; daher sind die entscheidenden Kriterien der Homologieen der Anatomie, im weiteren Sinne des Wortes, zu entlehnen, aber nicht der Ontogenie und nicht der Physiologie.

Durch diese Anschauungen stehe ich in lebhaftestem Widerspruch mit der herrschenden wissenschaftlichen Strömung, namentlich aber mit der Partei, welche im Allgemeinen den Fortschritt vertritt. Glaubt doch diese Partei, HAECKEL an ihrer Spitze, die Phylogenie vor Allem durch die Ontogenie erschliessen zu können, entsprechend dem s. g. biogenetischen Grundgesetze, dessen Bedeutung, wie mir däucht, bedeutend überschätzt wird. Denn der grossen Zahl der Bestätigungen steht die nicht minder umfangreiche derjenigen Beobachtungen gegenüber, die sich dem Schema nicht fügen. Sieht man näher zu, wie die Verwerthung dieses »Gesetzes« für die Ermittelung der Phylogenie praktisch sich gestaltet, so findet man, dass überhaupt nur diejenigen Beobachtungen berücksichtigt werden, die als Stütze für irgend welche vorgefasste Meinung sich benutzen lassen. Die vielen Beobachtungen aber, welche sich nicht für die Phylogenie verwenden lassen, werden entweder nicht weiter berücksichtigt, oder durch die Annahme einer »Fälschung der Ontogenie« zu erklären versucht. Gewiss kann man schon a priori den so gewonnenen Resultaten nur einen relativ geringen Werth beimessen, zumal es auch durchaus unwahrscheinlich ist, dass von jenen für phylogenetische Constructionen verwertheten Thatsachen auch wirklich alle ihre wahre Erklärung durch das biogenetische Grundgesetz finden.

Ausdrücklichst lege ich gegen den Vorwurf Verwahrung ein, dass ich die Bedeutung der Ontogenie für die Construction der Stammbäume nicht zu würdigen wisse, wenn schon ich gestehen muss, dass ich dieselbe weniger in der Keimblätterabstammung, als in den über dieser leider neuerdings gar zu sehr vernachlässigten speciellen Organogenieen sehen kann. Gewiss ist es kein bedeutungsloser Zufall, wenn gerade bei denjenigen Gastropoden, welche ana-

tomisch den Gliederwürmern am nächsten stehen, auch die Ontogenie auf dieselben hinweist, oder wenn sich bei den Heliceen noch ein offenbar von den marinen Vorfahren her vererbtes rudimentäres Velum findet. Allein ohne die Basis der durch die vergleichende Anatomie gewonnenen Anschauungen würde ich eine solche Verwendung nicht wagen. Gerade die Ontogenie zeigt besonders deutlich, wie leicht die gleichen äusseren Lebensbedingungen auch dieselben Organisationsverhältnisse erzielen. Zahlreiche Larven von Prosobranchien[1]) gleichen denen von Opisthobranchien so auffallend, dass auch der erfahrenste Embryologe dem anatomischen Baue derselben keine Gründe würde entnehmen können, welche zur Zutheilung der betr. Larven zu der einen oder der andren von den beiden doch so vollkommen verschiedenen Abtheilungen zwängen. Welch ein grober Irrthum würde hier die Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes sein! Dieselbe Uebereinstimmung der Ontogenie bis zum Ausschlüpfen der mit Velum, Nautilusschale und Operculum versehenen Larven verhindert andrerseits bei den Opisthobranchien selbst jede Verwendung der Ontogenie für die Auffindung phylogenetischer Reihen. Habe ich mich doch selbst in Neapel davon überzeugen können, dass die Entwicklungsgeschichten und speciell die Larven von Tethys, Aplysia und den Aeolidien und Doriden einander so ähnlich sind, dass die Unterscheidung nur durch die Gestalt des Laiches ermöglicht wird, und diese Beobachtungsreihe kann leicht durch die Literaturbenutzung ausserordentlich erweitert werden. Und doch wie weit von einander entfernt sind die genannten Gattungen! Wären wir in diesem Gebiete der Zoologie auf die Ontogenie angewiesen, wir dürften getrost darauf verzichten je zuverlässige Angaben über die Phylogenie der betreffenden Schnecken zu erlangen. Der weitere Begriff, der zuverlässigere und sicher führende Weg für die Auffindung der phylogenetischen Reihen ist eben die vergleichende Anatomie, während die Ontogenie nur eines der mancherlei Hülfsgebiete ist, das aber mit grosser Vorsicht benutzt werden muss, indem es häufig irre führt, oft aber auch ganz im Stiche lässt. Ich glaubte diese allgemeinen Betrachtungen schon hier kurz darlegen zu müssen, weil sie die Grundlage bilden für meine phylogenetischen Constructionen. Der Gegensatz, in den ich damit zu den herrschenden Anschauungen trete, mag wohl seinen Grund vor Allem in der ver-

[1]) Unter den von mir selbst untersuchten z. B. diejenigen von Janthina.

schiedenen Art der Behandlung des Stoffes haben. Sind doch meine phylogenetischen Reihen die Frucht anhaltender mühsamer Detailuntersuchungen, deren auf inductivem Wege gewonnene Ergebnisse sich nur langsam Stück um Stück zu dem Mosaikbilde zusammenfügten, das jetzt vor mir steht, und wenn auch noch nicht ohne grosse Lücken, doch sehr viel mehr ist als ein blosser Anfang.

Meine Angaben über die Abstammung der Prosobranchien stützen sich vor Allem auf den Nachweis der Zugehörigkeit von Chiton zu Fissurella, Haliotis u. s. w., wodurch also die bisherigen nur nicht hinreichend begründeten Annahmen bestätigt werden. Das so zusammengesetzte Phylum hat mit den übrigen Gruppen der Mollusken durchaus keine directen Beziehungen, soweit ich wenigstens bis jetzt ermessen kann. Es ergibt sich dadurch die Nothwendigkeit, dasselbe von den übrigen Mollusca cephalata abzutrennen und mit einem besondern Namen zu versehen. Der Name »Prosobranchia«, der vollkommen unser Phylum decken würde, passt deshalb durchaus nicht, weil nicht nur die Mehrzahl der Pulmonaten, sondern auch zahlreiche »Opisthobranchien«, wie ich gefunden, in Wahrheit prosobranch sind. Die Begriffe der Proso- und Opisthobranchie sind auf viel zu schwacher Unterlage von Beobachtungen errichtet. Sie bestätigen die Erfahrung, die ich selbst so häufig machen muss, dass nämlich ein natürliches System nur in wenigen Fällen auf einzelne anatomische Charactere hin begründet werden kann. Das Characteristische für die einzelnen Abtheilungen ist der gemeinsame phylogenetische Ursprung. Nur selten finden sich anatomische Merkmale, welche so unverändert durch die ganze Reihe hindurch erhalten sind, dass sie ebensowohl noch für das Endglied derselben wie für das erste characteristisch erscheinen. Will man daher nicht einen Namen wählen, der nur für einen Theil der betreffenden Abtheilung zutreffend ist, so wird man wohl am besten thun die Namen, soweit es geht, der Phylogenie zu entlehnen. Letzteres thue ich, indem ich vorschlage, das von den Chitoniden ausgehende, die bisherigen »Prosobranchien« enthaltende Phylum zur Erinnerung an den Ursprung desselben von Gliederwürmern mit dem Namen der Arthrocochliden (Arthrocochlides) zu belegen, dagegen für jenes andere von den bisherigen »Opisthobranchien« und speciell den Nudibranchien ausgehende Phylum aus Rücksicht auf seinen Ursprung von Plattwürmern den Namen der Platycochliden (Platycochlides) in Anwendung zu bringen.

Nach dem eben Bemerkten bedarf es kaum noch der besonderen

Versicherung, dass ich alle die über die Phylogenie der Pulmonaten anlässlich des Nervensystemes von Helix früher von mir ausgesprochenen Vermuthungen, jetzt für verfehlt erklären muss. Natürlich vermag ich daher auch den früher von mir getheilten Ansichten Gegenbaur's über die Phylogenie der Mollusken nicht mehr beizupflichten, da gerade diejenigen Gastropoden, für welche er namentlich aus der Pericardialöffnung der Niere ein Argument für ihren Ursprung von Gliederwürmern entnehmen zu dürfen glaubte, von Plattwürmern abstammen.

Kehren wir nunmehr zu unserer Tethys zurück! Schon oben wurde bemerkt, dass eine Vereinigung von Tethys mit den Tritonien, Scyllaeen und Dendronotiden schon wegen der Verschiedenheiten im Baue des Centralnervensystemes nicht angehe. Diese Differenzen sind so entscheidende, dass ich darauf hin Tethys und die übrigen Platycochliden mit einfacher Protoganglienmasse und einfacher Protocommissur als eine erste grosse Unterabtheilung allen übrigen dahin gehörigen Schnecken entgegen stellen werde. Selbstverständlich ist dabei nicht gemeint, dass die beiden Abtheilungen durchaus den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechen, denn die Tethys noch nahestehenden Formen der Nudibranchien sind natürlich dieser viel näher verwandt, wie etwa den Bulliden oder den Heliceen. Allein eine solche mehr oder minder künstliche Trennung kann kein System vermeiden. Nur der Stammbaum als Ausdruck der phylogenetischen Reihen ist davor gesichert. Uebrigens sind doch die im Nervensysteme sich aussprechenden Unterschiede nicht die einzigen, welche eine Scheidung der Tethydiden von den Tritonien und Dendronotiden erheischen. Ein weiterer durchgreifender Unterschied liegt nämlich in dem Mangel von Radula und Kiefern bei Tethys, bei der es überhaupt noch nicht zur Ausbildung einer echten Mundmasse gekommen ist. Mit Tethys wird man die Meliben in eine Familie vereinen müssen, obwohl sich die etwas höhere Stellung der letzteren auch im Besitz der Kiefer ausspricht, welche im Wesentlichen denen der Aeolidien gleichen. Nicht zu den Meliben gehörig ist indessen Doto, für welche Gattung Bergh die früher übersehenen Radula-Seitenplatten und Kiefer nachgewiesen.

Eine zweite Familie der niederststehenden Platycochliden werden die Rhodopidae bilden müssen. Schon oben wurde die Aehnlichkeit hervorgehoben, die hinsichtlich des Nervensystemes zwischen Tethys und Rhodope besteht. Von dieser Seite wird man daher wohl schwerlich gegen die Molluskennatur von Rhodope opponiren können,

zumal auch Lage und Bau der Sinnesorgane ganz damit übereinstimmen. Auch der Darmtractus, der noch der Mundmasse und deren Bewaffnung entbehrt, spricht für die Molluskennatur des Thieres, und speciell für die Annäherung an Tethys, während der Bau der Leber eher auf Doris hinweist. Auch der Geschlechtsapparat gleicht durchaus dem der Nudibranchien. So blieben von den gegen die Molluskennatur des Thieres sprechenden Momenten nur der angebliche Mangel von Niere und Gefässsystem übrig. Von beiden ist es wohl sehr wahrscheinlich, dass sie nur übersehen sind. Am leichtesten wird man sich das von der Niere vorstellen können, die vermuthlich wohl ebenso wie diejenige von Tethys baumförmig verästelt sein wird. Ist doch auch die Niere des letzteren über einen halben Fuss langen Thieres so lange Zeit und von den hervorragendsten Zootomen übersehen worden. Und auch die Vermuthung, dass das Gefässsystem wohl übersehen sein möchte, verliert sehr an Unwahrscheinlichkeit, wenn man die Zeit berücksichtigt, in der jene Arbeit Kölliker's entstand. Es war das die Zeit, wo die Angaben von Quatrefages über den Mangel des Gefässsystems bei den Aeolidien oder den Phlebenteraten noch nicht widerlegt waren, so dass Kölliker das Fehlen des Herzens bei Rhodope durchaus nicht überraschte. Dass aber bei Rhodope sich dasselbe bei erneuter Untersuchung ebenso noch finden werde, wie es sich bei den Aeolidien gefunden hat, scheint mir nicht eben unwahrscheinlich, zumal Kölliker auch den von ihm untersuchten Aeolidien das Gefässsystem abgesprochen hat.

Damit wäre meine Aufgabe, soweit sie sich auf die Stellung bezieht, die Tethys im Systeme einnimmt, beendet. Ihre Beziehung zu den Turbellarien werde ich erst in meinem Buche anlässlich der Phylogenie der Platycochliden eingehend behandeln.

Göttingen, Ende October 1857.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Fig. 1. Der Darmtractus, von unten gesehen.
M = Mundmasse.
V = Magen.
V' = Mitteldarm.
V'' = Enddarm.
an = After.
sp = Speicheldrüse.
L = Leber.
B = BERGH'scher Schlauch.
Nl = linke Nebenleber.
Nl' = rechte Nebenleber.
u = Ureter.
u' = dessen äussere Oeffnung.
tr = Pericardialtrichter.
pc = Pericardium.

Fig. 2. Der Geschlechtsapparat.
zw = Zwitterdrüse, die Leber *L* umgebend.
zwg = Zwitterdrüsengang.
pr = Prostata.
vd = Vas deferens.
p = Penis.
ps = Penissack.
ov = Eileiter.
E = Eiweissdrüse.
RS = Receptaculum seminis.
Dieselben Bezeichnungen gelten für die beiden folgenden Figuren.

Fig. 3. Der Penis, welcher in dem Penissacke liegt.

Fig. 4. Querschnitt durch die Prostata.

Fig. 5. Die Otocyste mit zahlreichen Otoconien und zutretendem Hörnerv. 150fache Vergrösserung.

Fig. 6. Ein Stück der baumförmig verästelten Niere, schwach vergrössert.

Fig. 7. Excretionszellen der Niere, bei 250maliger Vergrösserung.
a, Zelle mit Kern und, Concremente enthaltendem, Excretionsbläschen.
b, Epithelzelle, noch ohne Excretionsbläschen.

Erklärung der in den Text gedruckten (p. 29, 31, 32) Holzschnitte Fig. I—III.

In allen drei Figuren ist

bu = Buccalganglien.
ce = cerebrale Portion,
vi = viscerale Portion,
pe = pedale Portion des
Pr = Protoganglion.
P co = Protocommissur. (Fig. I.)

Sie ist in Fig II u. III zerfallen in folgende 3 Commissuren:

Co. pe = Comm. pedalis.
Co. subce. = Comm. subcerebralis.
Co. vi = Comm. visceralis.
n g = Genitalnerv, der erste aus dem rechten Protovisceralganglion (*vi*) entspringt (Fig. II) späterhin von der Visceralcommissur (Fig. III), wobei an der Stelle seines Abganges von der Commissur eine Ganglienzelle liegt.

In Fig. III ist:

Co. ce. pe + *Co. vi. pe* die dicke kurze Commissur, welche das Pedalganglion mit dem Rest des Protoganglion (*ce* + *vi*) verbindet. Es ist ihre Spaltung schon sichtbar, durch die sie in 2 Commissuren zerfällt, nämlich:

Co. ce. pe = Commissura cerebro-pedalis und
Co. vi. pe = Commissura viscero-pedalis.

Fig. I stellt die einfache noch ungegliederte Protoganglienmasse mit der Protocommissur dar. (Verhalten bei Tethys.)

Fig. II stellt die schon gegliederte Protoganglienmasse dar. Jedes Protoganglion besteht aus den drei durch seichte Furchen von einander getrennten Portionen *ce*, *vi* und *pe*. Die 3 Schlundcommissuren liegen noch in einer gemeinsamen Hülle. (Verhalten bei vielen Doriden.)

Fig. III. Das Pedalganglion ist schon deutlich gegen das Cerebrovisceralganglion abgesetzt, und mit ihm durch eine kurze breite Commissur verbunden. Letztere ist bei den Aeolidien meist nicht so deutlich wie bei den Tritonien, von denen diese Zeichnung entnommen ist. Die Comm. *vi.* ist von den andern beiden abgetrennt. Auch die Trennung zwischen cerebraler und visceraler Portion des Cerebrovisceralganglion ist schon angedeutet. (Verhalten der Aeolidien u. a.)

Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen.

Von

Richard Hertwig.

Mit Tafel III.

Die Mannigfaltigkeit der Bildungen, welche bei den niederen Organismen mit dem gemeinsamen Namen »Nucleus« bezeichnet werden, hat es schon manchem Forscher zweifelhaft erscheinen lassen, ob hier in der That äquivalente Formelemente vorlägen, oder nicht vielmehr Zelltheile von ganz verschiedenem morphologischen Werth. Hin und wieder ist es sogar versucht worden, den Nuclei einzelner Protistenklassen (z. B. der Infusorien und Heliozoen) eine specifische, für die jedesmalige Klasse eigenthümliche functionelle und morphologische Bedeutung beizumessen und hierdurch ihre Vergleichbarkeit mit den gleichnamigen Bestandtheilen der thierischen und pflanzlichen Zellen in Abrede zu stellen. Dies veranlasste mich, bei der Untersuchung der verschiedensten Protistenklassen, welche mich während der letzten Jahre beschäftigte, auf die gemeinsamen Eigenschaften der verschiedenen Nucleusformen zu achten, um durch Combination derselben zur Construction einer primitiven Kernform zu gelangen, aus welcher sich die übrigen durch secundäre Veränderungen ableiten liessen. Auf dem Wege der Vergleichung gelangte ich so zu einer einheitlichen Auffassung vom Baue des Kerns, welcher sich, wie es mir scheint, alle Kernformen des Protisten- Thier- und Pflanzenreichs zwanglos unterordnen lassen.

Die zahlreichen in der Neuzeit erschienenen Untersuchungen

über den Zellkern, welche uns wichtige Einblicke in seine Function gewinnen lassen, haben nur dazu beigetragen, mich in meinen Anschauungen zu bestärken. Vor Allem waren mir hierbei die Beobachtungen meines Bruders über die Bildung, Befruchtung und Theilung des Seeigelei's[1]) von Bedeutung, um so mehr als mir durch dieselben Gelegenheit wurde, aus eigener Anschauung mit wichtigen Lebensvorgängen und Veränderungen bekannt zu werden, welche die Ungunst der Beobachtungsverhältnisse bei niederen Organismen unmöglich macht oder doch sehr erschwert. Ich hatte daher auch in Absicht, eine Darstellung meiner Ansicht in einem kurzen Nachtrag der inzwischen zum Druck gelangten Arbeit meines Bruders anzuschliessen; da indessen äussere Verhältnisse den Druck derselben beschleunigten, musste ich die beabsichtigte Mittheilung auf später verschieben. —

Wohl in wenigen Fragen der Histologie gehen die Urtheile so weit aus einander als bei der Besprechung der Zellkerne: ihres Baus, ihrer functionellen Bedeutung, der Wichtigkeit ihrer einzelnen Bestandtheile; nirgends sind wir wohl von einer einheitlichen Auffassung weiter entfernt als gerade hier. Wenn wir zunächst auf die Ansichten näher eingehen, welche die verschiedenen Histologen bezüglich des Baus des Zellkerns geäussert haben, so werden wir mit den widersprechendsten Anschauungsweisen bekannt. Kölliker[2]) und Auerbach[3]) nehmen an, dass alle Kerne ausnahmslos — wenn wir zunächst einmal von etwa vorhandenen Kernkörperchen absehen, — einen flüssigen Inhalt besitzen, den »Kernsaft«, wobei sie jedoch zugeben, dass derselbe öfters eine mehr zähflüssige Beschaffenheit annehme. Kölliker lässt diesen flüssigen Inhalt stets von

---

[1]) Morph. Jahrb. Bd. I pag. 347.

[2]) Nach Kölliker »sind alle Kerne Bläschen« und »besteht der Kernsaft wahrscheinlich aus einem eiweissreichen zäherflüssigen Stoff, welcher in gewissen Fällen wie in den Kernen reifer Eier in eine mehr wässrige Flüssigkeit sich umbildet«. Handbuch der Gewebelehre. 5te Aufl. pag. 18.

[3]) Auerbach (Organologische Studien Heft II pag. 238) hält es für erwiesen »dass der Kern nicht blos auf der Höhe seiner Entwicklung ein wirklich wohl characterisirtes Bläschen, sondern dass der flüssige Bestandtheil dieses Bläschens sogar das Primäre an ihm ist, dass der Zellkern ursprünglich nichts Anderes ist als eine Art Vacuole, d. h. eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle im Protoplasma, genauer ein Tropfen eines vom Protoplasma verschiedenen klaren Fluidums, welches ohne besondere Umhüllung eine entsprechende Höhle im Protoplasma ausfüllt«.

einer besonderen Membran umgeben sein und bezeichnet daher alle Kerne als Bläschen; dagegen hält Auerbach die Membran nicht für nothwendig zur Bildung eines Kerns, ohne jedoch die Anwesenheit derselben bei zahlreichen Kernformen in Abrede zu stellen. Die Kerne der Furchungszellen des Nematodeneies und zahlreicher anderer Zellen sind für ihn nichts als wandungslose, von einer eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllte Hohlräume d. h. Vacuolen, welche vom Protoplasma der Zelle unmittelbar umschlossen werden.

Dem gegenüber unterscheidet die Mehrzahl der Forscher zweierlei verschiedene Kernformen: 1) solide oder »massive« Kerne, welche »aus einer gleichmässigen Substanz von grösserer oder doch mindestens gleicher Dichtigkeit wie das umgebende Protoplasma bestehen« (Leydig), 2) bläschenförmige Kerne, bei denen eine festere Rinde einen flüssigen Inhalt umschliesst. Im flüssigen Inhalt können sich dann noch weiterhin festere Bestandtheile, die Nucleoli, finden, doch gehören dieselben nicht zu den constanten Kernbestandtheilen. Die Kerne der Furchungszellen, welche Auerbach für Vacuolen hält, würden nach dieser Ansicht als »massive Kerne« angesehen werden müssen.

In welchem genetischen Verhältniss die beiden Kernformen zu einander stehen, lassen die meisten Beobachter unentschieden; sie begnügen sich, beide als thatsächlich vorhandene Befunde nebeneinander zu stellen: so Leydig, Gegenbaur, Haeckel u. A. Unter den übrigen wählt Frey das bläschenförmige Stadium, Stricker die solide Kernform zum Ausgangspunct der Betrachtung. Nach Frey [1]) kann der ursprünglich bläschenförmige Nucleus, welcher typischer Weise eine deutliche Membran und einen Nucleolus besitzt »seine ursprüngliche bläschenförmige Beschaffenheit gegen einen festeren Inhalt vertauschen« während Stricker es für erwiesen hält, dass »der Kern im jugendlichen Zustand aus einem Klümpchen (solider) Substanz besteht, dass dieser Kern im Alter in ein Bläschen umgewandelt werden kann« (als Beispiel das unbefruchtete Ei) [2]).

Die letztere Auffassung vertritt unter den Botanikern Sachs [3]) in seinem Lehrbuch der Botanik und in ganz besonders prägnanter

[1]) Frey: Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. 4. Aufl. Leipzig 1874. pag. 72.

[2]) Stricker: Handbuch der Lehre von den Geweben I. pag. 24.

[3]) Sachs: Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874 pag. 45.

Weise Strasburger[1]) in seiner Arbeit über Zelltheilung. Nach Strasburger ist »der Zellkern zur Zeit seiner vollständigen Wirksamkeit eine homogene glashelle Protoplasmamasse, die in ihrer Consistenz mit der Hautschicht (dem »Ektosark« der Zoologen) übereinstimmt, und in der weder Vacuolen noch Kernkörperchen zu beobachten sind. Kernkörperchen pflegen sich erst zu zeigen, wenn der Zellkern seine Aufgabe grösstentheils vollbracht und nun zur Ruhe kommen soll. Um in eine neue Thätigkeit zu treten wird der Kern jedesmal erst homogen gemacht«.

Auf Structurverhältnisse, welche es ihm wahrscheinlich erscheinen lassen, dass der Kern eine complicirtere Structur besitzt als man für gewöhnlich annimmt, hat neuerdings Eimer[2]) bei Reptilieneiern aufmerksam gemacht. Zwischen Kernmembran und Kernkörperchen unterscheidet er hier noch mehrere Schichten, bezüglich deren Beschreibung ich auf die citirten Arbeiten selbst verweise.

Gehen dem Gesagten zu Folge die Ansichten der Forscher schon bei der Beurtheilung des Baus des Kerns weit aus einander, so erhalten wir, wie nicht anders zu erwarten steht, noch tiefer greifende Differenzen, wenn wir die Frage nach der Dignität der einzelnen Kerntheile in Anregung bringen. Haeckel[3]) hält den Nucleolus und Nucleolinus für Gebilde von untergeordneter Bedeutung; von fundamentaler Bedeutung sind nach ihm in der Eizelle nur Dotter und Keimbläschen. Im Hinblick auf die weite Verbreitung, in welcher der Nucleolus auftritt, lässt Stricker[4]) es unentschieden, ob dem Kernkörper Wichtigkeit beizumessen sei oder nicht. Ebenso wenig gibt Gegenbaur[5]) ein bestimmtes Urtheil ab, wenn er auch geneigt ist dem Nucleolus eine wichtige Rolle im Leben der Zelle einzuräumen. Am bestimmtesten äussert sich in dieser Hinsicht Kölliker[6]), welcher ähnliche Beziehungen des Nucleus zum Nucleolus annimmt, wie es früher Schwann[7]) gethan hatte. Wie Schwann

[1]) Strasburger: Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875. pag. 234.

[2]) Eimer: Zur Kenntniss vom Bau des Zellkerns. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VIII. pag. 141; ferner: Untersuchungen über die Eier der Reptilien; ibidem pag. 216.

[3]) Haeckel: Anthropogenie pag. 104.

[4]) Stricker: Gewebelehre. Bd. I. pag. 24.

[5]) Gegenbaur: Grundzüge der vergl. Anatomie pag. 27.

[6]) Kölliker: Gewebelehre pag. 27.

[7]) Schwann: Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung

lehrte, dass die Zelle sich um den Kern anlege, gleich wie dieser sich um den Kernkörper bilde, so lässt Kölliker bei der Zelltheilung die Kerne als Anziehungspuncte auf die Masse der Zellen und den Nucleolus auf die der Kerne wirken. Kern und Kernkörper würden somit in einem ähnlichen Verhältniss zu einander stehen wie Zelle und Kern.

Eine eigenthümliche Auffassung über die Bedeutung der Kernkörperchen ist in der Neuzeit von Auerbach aufgestellt worden. Wie schon erwähnt, sind nach der Ansicht Auerbach's die Kerne ursprünglich Vacuolen im Protoplasma. Um diese Vacuolen soll sich das Protoplasma differenziren und eine Kernmembran bilden. Weiterhin soll in ihrem Inneren der Nucleolus entstehen, welcher ebenfalls dem Protoplasma entstammt und zwar indem er sich entweder von der Kernmembran ablöst oder von Protoplasmapartikelchen gebildet wird, welche bei der Sammlung des Kernsafts (bei der Bildung des Kerns) aus dem umgebenden Protoplasma mit in das Innere der Vacuole hineingerissen wurden, um sich hier zu vereinigen. Da somit der Nucleolus weiter Nichts ist als ein Stück individualisirtes Protoplasma, so kann man ihm die Bedeutung eines Elementarorganismus beimessen, und zwar zunächst, so lange er noch homogen und gleichmässig ist, die Bedeutung einer Cytode. Wenn sich nun weiterhin im Nucleolus eine Vacuole bildet, was ja nicht selten geschieht, so soll dieselbe zum Nucleolus in denselben Beziehungen stehen, wie der Nucleus zum Protoplasma der Zelle; sie kann daher als Kern des Nucleolus angesehen werden. Hierdurch würde der Nucleolus aus dem Zustand der kernlosen Cytode in den Zustand der echten kernhaltigen Zelle übergeführt werden.

Wie andere, freilebende Zellen so kann sich auch die im Hohlraum des Nucleus lebende Zelle oder der Nucleolus durch Theilung vermehren und hierdurch den multinucleolären Zustand des Zellkerns bedingen. Auerbach vermuthet nun weiter, dass die zahlreichen Nucleoli durch den Zerfall der umhüllenden Nucleuswand frei werden und zu ebenso viel selbständig lebenden Zellen sich umbilden. Der Zellkern würde demnach die Bedeutung eines Brutraumes zur Ausbildung einer Generation von Tochterzellen besitzen. — Wir se-

in d. Structur u. d. Wachsthum d. Thiere u. Pflanzen. Berlin 1839. pag. 259. »Die Bildung der Zelle ist wahrscheinlich nichts anderes, als eine Wiederholung desselben Processes um den Kern, durch den sich der Kern ursprünglich um das Kernkörperchen bildet.«

hen, auf dem Auerbach'schen Wege würden wir, was das Thatsächliche anlangt, zu denselben Ergebnissen gelangen, zu welchen Greeff, Carter u. A. betreffs des multinucleolären Zustands der Amoeben gelangt sind, jedoch würden wir hierbei nicht den wichtigen Unterschied übersehen dürfen, dass durch die Auffassung Auerbach's ein histologisches Verständniss für den Vorgang gewonnen sein würde, welches bisher fehlte[1].

Nach diesem kurzen Ueberblick über die Kernliteratur, in welchem, wenn auch nicht alle, so doch die wichtigsten Auffassungen des Kerns ihre Erwähnung gefunden haben, wende ich mich zur Darstellung der Art und Weise, in welcher ich mir die verschiedenen Kernformen entstanden und von einer gemeinsamen Grundform abgeleitet denke; vielleicht dass die hier im Zusammenhang vorgetragene Auffassung geeignet ist, einiges Licht über die Bedeutung der einzelnen Kerntheile und der verschiedenen Kernformen zu verbreiten.

Als den wichtigsten Punct für eine einheitliche Beurtheilung der verschiedenen Kernbildungen muss ich hier gleich am Anfang meiner Betrachtungen hervorheben, dass sich bei allen Kernen eine gewisse stoffliche Uebereinstimmung erkennen lässt. Ob wir nun Zellkerne von Thieren, Pflanzen oder Protisten untersuchen mögen, stets finden wir, dass sie mehr oder minder von einer Substanz gebildet werden, welche ich im Folgenden im Anschluss an frühere Autoren als »Kernsubstanz« bezeichnen werde. Von der Characteristik dieser Substanz müssen wir ausgehen ebenso wie derjenige, welcher das Wesentliche der Zelle schildern will, zunächst mit der Zellsubstanz oder dem Protoplasma beginnen muss.

Unter dem Namen Kernsubstanz verstehe ich einen Eiweisskörper, welcher bald im ganzen Kern gleichmässig vertheilt ist, bald auf gewisse Theile desselben, die Kernkörperchen, beschränkt bleibt. Im frischen Zustand besitzt derselbe einen mattgrauen, häufig etwas fettähnlichen Glanz; sein Lichtbrechungsvermögen kann jedoch so gering werden, dass es sich kaum noch von dem des farblosen Protoplasma unterscheidet. Es kann dann der Fall eintreten, dass Kerne, welche aus reiner Kernsubstanz bestehen und in einem ho-

[1] Um nicht zu irrigen Auffassungen Veranlassung zu geben, hebe ich ausdrücklich hervor, dass Auerbach die hier kurz geschilderte Ansicht nur als »eine vorläufige, noch mit Vorbehalt aufzustellende und weiter zu prüfende«, nicht als eine feststehende und sicher bewiesene ansieht.

mogenen Protoplasma eingebettet sind, sich nur mit grosser Mühe im frischen Zustande erkennen lassen, dass es dann fast zur Unmöglichkeit werden kann bei grossen, wenn auch noch so durchsichtigen Körpern ohne Anwendung von Reagentien den Kernnachweis zu führen. Fälle, welche das Gesagte veranschaulichen, lassen sich ausserordentlich zahlreich aus der Literatur namhaft machen; sie lassen uns erkennen wie wenig stichhaltig es ist, wenn Forscher, gestützt auf die Durchsichtigkeit des Untersuchungsobjects die Möglichkeit bestreiten, dass etwa vorhandene Kerne sich dem Auge des Beobachters hätten entziehen können.

Wie das Protoplasma so ist auch die Kernsubstanz automatischer Bewegungen fähig. Dieselben erfolgen bald in unregelmässiger Weise und können wir sie dann als amoeboide bezeichnen; bald vollziehen sie sich in bestimmten Richtungen und mit so ausserordentlicher Regelmässigkeit, dass wir die einzelnen Veränderungen genau vorausbestimmen können. Als Beweise für die Befähigung der Kernsubstanz zu amoeboiden Bewegungen hebe ich hier hervor: die Formveränderungen des Nucleolus, welche La Valette [1]) vom Ei einer Libellenlarve, Brandt [2]) von Eiern der Blatta orientalis, Auerbach [3]) von den Gewebszellen der Muscidenlarven, Eimer [4]) von den Eiern des Silurus glanis, mein Bruder und ich sowie auch Balbiani in ganz vortrefflicher Weise an Arachnideneiern u. A. haben beobachten können. Ferner gehören hierher die eigenthümlichen Ausbuchtungen, welche mein Bruder [5]) vom Furchungskerne des Eies von Toxopneustes lividus schildert. — Auf regelmässig sich vollziehende Bewegungen der Kernsubstanz müssen wir die verwickelten Vorgänge zurückführen, welche in thierischen und pflanzlichen Zellen zur Kerntheilung führen und deren Kenntniss wir den Untersuchungen Bütschli's [6]), Strasburger's [7]) und meines Bruders verdanken.

---

[1]) v. La Valette: Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II. pag. 56.

[2]) Brandt: Ueber active Formveränderungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. X. pag. 505.

[3]) Auerbach: Organologische Studien. Heft I u. II. pag. 167.

[4]) Eimer: Ueber amoeboide Bewegungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XI pag. 325.

[5]) O. Hertwig: Ueber Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Dieses Jahrb. Bd. I pag. 347.

[6]) Bütschli: Vorläufige Mittheilungen in Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV. pag. 201.

[7]) Strasburger: Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875.

Für die Characteristik der Kernsubstanz sind noch weiterhin die Veränderungen wichtig, welche dieselbe bei der Anwendung mikrochemischer Reagentien erkennen lässt und die sich bei allen Kernen in typischer Weise wiederholen. Bei allen Kernen gerinnt die Kernsubstanz in dünner Essigsäure stärker als das umgebende Protoplasma, quillt dagegen in starken Lösungen zu einer homogenen Masse, welche bei Anwendung von essigsaurem Kali wiederum schrumpft und ein körniges Ansehen gewinnt. — Bei der Anwendung der Chromsäure tritt, so fern man sie nicht in gar zu starker Verdünnung benutzt, bei allen Concentrationen Gerinnung ein, doch nicht in allen Fällen in gleicher Weise. Bald ist die Gerinnung körnig wie bei der Einwirkung der Essigsäure, bald wiederum vollkommen homogen, so dass die Masse des Kerns nur schärfer contourirt erscheint, ohne sich im Uebrigen viel vom frischen Zustand zu unterscheiden. Eine homogene Gerinnung ist auch bei der Anwendung der Hyperosmiumsäure fast in allen Fällen erkennbar, gleichzeitig verleiht die Osmiumsäure der Kernsubstanz ein dunkleres schwärzliches Colorit, vermöge dessen die Kerncontouren im umgebenden Protoplasma scharf hervortreten. — Endlich wären noch unter den sogenannten Kernreagentien die Tinctionsmittel hervorzuheben, unter denen die gebräuchlichsten, das Carmin und das Hämatoxylin bei richtiger Anwendung die Kernsubstanz ausserordentlich viel rascher und intensiver imbibiren als das umgebende Protoplasma.

Aus allen diesen Eigenschaften der Kernsubstanz geht hervor, dass wir sie als etwas vom Protoplasma der Zelle Verschiedenes ansehen müssen, eine Auffassung, mit der ich mich wohl in Uebereinstimmung mit der Mehrzahl der Histologen befinde. Wenn ich auch nicht gewillt bin in Abrede zu stellen, dass beide Substanzen, wie schon Auerbach nachgewiesen hat, vielerlei Verwandtschaftliches besitzen, so scheinen mir doch die thatsächlich vorhandenen Differenzen die Wahl eines besondern Namens »Kernsubstanz« zu rechtfertigen.

Ich muss hier gleich einem Missverständniss entgegentreten, welches leicht Platz greifen könnte. Wenn ich für die Grundsubstanz, aus welcher die Kerne bestehen, einen gemeinschaftlichen Namen anwende, so soll hiermit keineswegs gesagt sein, dass ich sie als einen Körper von überall gleicher chemischer Zusammensetzung characterisiren will. Vielmehr ist es mir darum zu thun eine Summe von Eigenschaften zu finden, welche uns einen aequivalenten Zelltheil überall wieder zu erkennen helfen. Hierbei ist

es ebensowenig nöthig, dass der Körper stets eine vollkommen gleiche chemische Constitution besitzt, als dies beim Protoplasma der Fall ist, welches ja auch kein Histologe wohl für einen einfachen Körper hält. Die Begriffe »Kernsubstanz« und »Zellsubstanz« haben zunächst nur ein biologisches Interesse, in so fern sie bestimmte morphologisch und physiologisch wichtige Substanzen bezeichnen, über deren chemische Constitution wir so gut wie Nichts wissen, deren übereinstimmende mikrochemische Reactionen aber auf eine Aehnlichkeit der Zusammensetzung schliessen lassen.

Wie das Protoplasma so kann auch die Kernsubstanz in verschiedenem Grade von Flüssigkeit durchtränkt sein, woraus sich verschiedene Dichtigkeitszustände der Kernsubstanz ergeben. Ich werde im Folgenden diese Flüssigkeit als »Kernsaft« bezeichnen, wenn es auch zur Zeit nicht gelungen ist, specifische Eigenschaften an ihr nachzuweisen, welche sie als etwas Eigenartiges erkennen liessen.

Betrachten wir nun näher die Bildung der einzelnen Kernformen, ausgehend von der auf zahlreiche Beobachtungen fussenden Ansicht, dass für das Wesentliche in allen Kernen die im Obigen näher characterisirte Nucleussubstanz angesehen werden muss. Selbstverständlich werde ich hierbei nur diejenigen Modificationen berücksichtigen können, welche mir die wichtigsten und am meisten von einander abweichenden zu sein scheinen.

Als die einfachsten und primitivsten Formen sehe ich Kerne an, welche aus einer in allen Theilen gleichmässig von Kernsaft durchtränkten Kernsubstanz bestehen (Taf. III Fig. 1 u. 2). Dieselben bilden homogene mattgraue Körper, welche im frischen Zustand nur mühsam, häufig sogar gar nicht im Protoplasma erkennbar sind. Sie gerinnen und färben sich nahezu gleichmässig in Reagentien, höchstens dass die Peripherie die verschiedenen Reactionen in etwas ausgesprochenerem Maasse erkennen lässt, ein Verhalten, welches ähnlich wie die Bildung der Rindenschicht des Protoplasma aus einer Verdichtung der oberflächlichsten Substanzlagen erklärt werden muss. Derartige homogene Kerne sind namentlich in embryonalen thierischen Geweben weit verbreitet. Von hervorragendem Interesse ist es, dass, wenigstens soweit wir jetzt schon die Verhältnisse überblicken können, bei allen Thieren der Eikern (O. Hertwig) und die Kerne der Furchungszellen diese homogene Beschaffenheit erkennen lassen (Fig. 1). — Unter den Protisten finde ich homogene Kerne allgemein bei den Radiolarien vor. Hier sind es

die sogenannten wasserhellen Bläschen, welche, wie ich in einer demnächst erscheinenden ausführlicheren Arbeit über die Organisation und die Entwicklung der polyzoen Radiolarien zeigen werde, als Kerne zu deuten sind. Auch die gelben Zellen der Radiolarien besitzen homogene Kerne, so dass wir diese Kernform als typisch für die Radiolarien ansehen können [1]).

Einen gleichen Bau besitzen weiterhin die Kerne bei der überwiegenden Mehrzahl der Infusorien (Taf. III Fig. 3*a*) und zwar gehört hierher ebensowohl der Nucleus derselben als auch der sogenannte Nucleolus, der wohl besser als Nebenkern (O. Hertwig) bezeichnet wird, da der Name »Nucleolus« als unvereinbar mit unseren histologischen Auffassungen in Zukunft wohl wird in Wegfall kommen müssen. (Auf die Bedeutung, welche die den Bau des Infusoriennucleus complicirende Kernmembran besitzt, werde ich noch später im Laufe dieser Abhandlung zurückkommen.) — Schliesslich erwähne ich noch, dass homogene Kerne, wenn auch seltener bei Monothalamien [2]), Foraminiferen [3]) und Noctilucen [4]) beobachtet worden sind.

Die geschilderten homogenen Kerne sind es, welche nicht gerade selten die typische kreisrunde oder ovale Gestalt des Zellkerns verlassen und sich stäbchenförmig strecken oder durch Bildung seitlicher Sprossen complicirtere verästelte Formen annehmen. Verästelte homogene Kerne finden sich bei den Infusorien namentlich den Acineten, ferner in den verschiedensten Organen bei Insecten. Unter den letzteren sind sie namentlich schon seit lange von den Sericterien und Malpighi'schen Röhren der Raupen (Meckel v. Hemsbach, Leydig) bekannt. Die beiden letztgenannten Stellen sind gleichzeitig die geeignetsten um die Uebergänge der runden Kernform in die verästelte zu studiren, so dass man in einem Bild vereint gleichsam die ganze Entstehungsgeschichte derselben vor sich hat [5]).

---

[1]) Eine Ausnahme von dieser Regel wird durch das Binnenbläschen der grossen monozoen Radiolarien, der Thalassicolliden, gebildet.

[2]) Der sogenannte »effete nucleus« Carter's ist wohl hierher zu rechnen. Vergl. hierüber Carter in den Annals and Magazin II Vol. 18, III Vol. 12, ferner meine Bemerkungen über Euglypha alveolata. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. IX Suppl. pag. 126.

[3]) Jenaische Zeitschrift Bd. IX pag. 41.

[4]) Cienkowski: Ueber Schwärmerbildung bei Noctiluca miliaris. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VII pag. 131 u. Ueber Noctiluca miliaris. ibidem Bd. IX pag. 47.

[5]) Besonders schön liessen sich diese Uebergänge an den Malpighi'schen

Das verschieden dunkle Aussehen der genannten Kerne und die Verschiedenheiten, welche sich bei der Anwendung von Reagentien in der Intensität der Gerinnung und Färbung ergeben, müssen wohl aus der verschiedenen Dichtigkeit ihrer Substanz erklärt werden, resp. aus dem wechselnden Gehalt an Kernsaft. Zu den an Kernsaft reichsten Kernen gehören die wasserhellen Bläschen der Radiolarien, die dichtesten Kerne dagegen finden sich bei den Infusorien, deren Nuclei sich durch ein ganz ausserordentliches Imbibitionsvermögen auszeichnen.

Als weitere Eigenthümlichkeiten sind schliesslich noch die feinen Körnchen zu erwähnen, welche nicht selten in homogenen Nucleis auftreten und sich durch ein bald grösseres bald geringeres Lichtbrechungsvermögen auszeichnen (Taf. III Fig. 2*f*). Zum Theil sind dieselben ohne Zweifel locale Verdichtungen der Kernsubstanz, zum andern Theil scheinen sie mir aber auch durch Fettkörnchen gebildet zu werden. Jedenfalls halte ich es für ungerechtfertigt für diese meist nur accidentellen und vorübergehenden Bildungen den Namen Kernkörperchen zu verwenden, um so mehr als dergleichen Körnchen auch im Innern von unzweifelhaften Kernkörperchen auftreten können (Taf. III Fig. 7*a*).

Aus der geschilderten primitiven Kernform lassen sich alle übrigen Kerne ableiten und zwar führe ich die Verschiedenheiten, welche sich bei der Beobachtung ergeben, in erster Linie auf eine Sonderung der beiden Kernbestandtheile, der Kernsubstanz und des Kernsafts, zurück. Diese Sonderung kann nun in verschiedener Weise erfolgen. Im einfachsten Falle bilden sich in Folge der Differenzirung in der Kernsubstanz Vacuolen von Kernsaft. Beispiels-

---

Gefässen der Raupe des Kohlweisslings (Pieris brassicae) erkennen (Taf. III Fig. 2*a—d*). Hier besitzen die grossen Drüsenzellen an der Stelle, wo sich die 3 Gefässe einer Seite zu einem gemeinsamen Ausführungsgang vereinen rundliche oder ovale Kerne. Verfolgt man den Schlauch nach seinem blinden Ende zu, so sieht man, wie sich die Kerne entweder der Quere oder der Länge nach strecken. Dann bilden sich seitliche buckelförmige Hervorragungen und kolbige Anschwellungen der Enden. Die seitlichen Hervorragungen bilden sich zu Aesten aus, welche nur noch mittelst dünner Fäden von Kernsubstanz mit dem Haupttheil des Kerns sich verbinden, dahingegen selbst wiederum von ihrem verbreiterten Ende Seitenäste abgeben. So bilden sich schliesslich in verschiedenen Theilen der Zelle Anhäufungen von Kernsubstanz, welche nur noch durch feine Anastomosen mit einander zusammenhängen.

weise scheinen derartige Vacuolen ein häufiges Vorkommniss bei den Infusorienkernen zu bilden, wo sie zum Theil jedenfalls den Angaben über Kernkörperchen im Inneren der Nuclei zu Grunde liegen. — Von demselben Gesichtspunct aus muss ferner die Vacuolenbildung, welche im Nucleolus auftritt, beurtheilt werden. Denn der Nucleolus besteht, wie wir sogleich sehen werden, aus Kernsubstanz und bildet in den Fällen, wo er vorhanden ist, ausschliesslich oder doch vorwiegend die festen Bestandtheile des Kerns. Hier liegen nun ausserordentlich zahlreiche Beobachtungen vor. Vacuolen im Nucleolus der thierischen Eizelle wurden lange Zeit für integrirende Bestandtheile des Keimbläschens gehalten und unter dem Namen »Schrön'sches Korn« besprochen, bis v. Lavalette (l. c.) die wahre Natur des Gebildes erkannte. Vacuolen im Nucleolus wurden von Auerbach[1]) in seinen organologischen Studien als Kerne des Nucleolus gedeutet. Ich selbst habe mich von der Anwesenheit von Vacuolen in den homogenen Körpern, welche sich im Binnenbläschen von Thalassolampe bilden und von mir als Nucleoli dieses kernartigen Gebildes gedeutet werden, zu wiederholten Malen überzeugen können (Taf. III Fig 7 *b*).

Die Sonderung der Kernmasse in festere und flüssigere Bestandtheile, in Kernsubstanz und Kernsaft, kann sich weiterhin in der Weise vollziehen, dass die Kernsubstanz sich im Centrum des kugeligen Kerns ansammelt, während der Kernsaft nach der Peripherie verdrängt wird. Auf diese Weise bildet sich eine Vacuole (wenn eine besondere Kernmembran vorhanden war, eine Blase) im Protoplasma und im Centrum derselben befindet sich ein fester Körper suspendirt. Wir kommen so zu dem typischen Bilde eines mit einem Nucleolus ausgestatteten Nucleus, welches wir als Paradigma für den Zellkern hinzustellen gewohnt sind. Und in der That ist auch diese Form des Zellkerns ausserordentlich verbreitet, ebensowohl bei Thieren als bei Pflanzen und Protisten. Innerhalb des Thierreichs ist sie am meisten bekannt als Kern des unreifen Eies und der Ganglienzelle. Unter den Protisten besitzen bläschenförmige Kerne mit Kernkörper ausnahmslos die Heliozoen (Taf. III Fig. 5 u. 6) und Diatomeen, ferner die meisten Amoeben, Monothalamien, Flagellaten u. s. w. Nicht gar selten bleibt ein Rest der Kernsubstanz in der Peripherie zurück und bildet auf dem Durchschnittsbild einen Ring, körperlich gedacht einen Kugelmantel homogener Substanz, welche gleiche

[1]) Auerbach: Organologische Studien pag. 168.

Reactionen erkennen lässt, wie der ebenfalls aus Kernsubstanz bestehende Nucleolus. Man bezeichnet die geschilderte Lage Kernsubstanz häufig als Kernmembran und stellt dieselbe hierdurch, wie ich später zeigen werde, mit einem ganz andern Gebilde auf gleiche Stufe. Ich halte es daher für zweckmässig sie mit einem neuen Namen als »Kernrindenschicht« zu benennen. Am entwickeltsten ist die Kernrindenschicht bei den Actinosphaeriden unter den Heliozoen (Fig. 5 u. 6), wo sie eine Umhüllung von beträchtlicher wenn auch unregelmässiger Dicke bildet[1]).

An diese bläschenförmigen uninucleolären Kerne schliessen sich unmittelbar die pauci- und multinucleolären Kernformen an. Erstere sind häufig bei Organismen anzutreffen, welche für gewöhnlich uninucleoläre Kerne besitzen (Monothalamien, Heliozoen, Flagellaten u. s. w.) und treten auch vielfach in den Geweben höherer Thiere auf; letztere sind weniger häufig, aber immerhin häufiger als man im Allgemeinen annimmt (Taf. III Fig. 7, 8 u. 10—12). Wiederholt sind sie bei Amoeben beschrieben worden, leider habe ich sie selbst hier nur wenige Male beobachtet und daher nicht näher untersuchen können (Taf. III Fig. 11 u. 12). Ueber ihre Entstehungsweise sind wir noch im Unklaren. Nach meiner Meinung sind zwei Fälle möglich. Entweder leiten sich die vielen Kernkörper direct aus dem homogenen Zustand des Kerns ab, indem die Aussonderung der Kernsubstanz an verschiedenen Puncten gleichzeitig begonnen hat; oder — die zahlreichen Nucleoli sind, wie Auerbach annimmt, durch Theilung aus einem ursprünglich einfachen Nucleolus entstanden.

Was mir nun bei der Beurtheilung der uni- und multinucleolären Kerne das Wichtigste zu sein scheint, ist die Frage, in welchen Kerntheilen wir den Sitz der functionellen Bedeutung zu suchen haben, welche Kerntheile wir für die wichtigsten halten müssen. Nach meiner Meinung ist hier nur eine Ansicht möglich, dass nämlich die Nucleoli die Träger der Kernfunction sind. Ich werde zu dieser Auffassung durch die Ueberlegung bestimmt, dass die functio-

[1]) Sollten sich die Angaben Grenacher's bestätigen, so würde bei Actinophrys sol nach aussen von der Kernrindenschicht noch eine besondere Kernmembran existiren. Als solche deute ich die scharfe Contour, welche Grenacher nach aussen von der Kernrindenschicht schildert und abbildet. (Verh. der physik. medicin. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. I pag. 170 Taf. III.) In Figur 5 habe ich sie nicht eingezeichnet, da ich sie selbst nie habe beobachten können.

nelle Bedeutung des Kerns durch die Kernsubstanz bedingt ist, dass die Kernkörperchen aber vorwiegend die Kernsubstanz, welche im Kern vorhanden ist, enthalten. Es gibt sogar zahlreiche Fälle, in denen der Nucleolus allein die gerinnungsfähigen Bestandtheile des Kerns ausmacht, während der sogenannte Kerninhalt eine wasserhelle indifferente Flüssigkeit bildet (so fast bei allen Süsswasserrhizopoden). Somit müssen wir in allen den Fällen, in denen sich ein oder mehrere Nucleoli im Kerne differenziren, in diesen die Thätigkeitscentren des Kerns erblicken.

Bisher habe ich mich bei der Besprechung der Kernformen auf die Unterschiede beschränkt, welche sich aus den Differenzirungen der Kernsubstanz ergaben; indessen müssen noch anderweitige Structurverhältnisse in Betracht gezogen werden, welche sich nicht in der geschilderten Weise verstehen lassen. Zunächst haben wir hier die Kernmembran zu berücksichtigen, ein Gebilde, welches, wenn auch nicht bei allen, so doch bei einem grossen Theil der Zellkerne entwickelt ist, bald nur als eine zarte äusserste Umrandung erkennbar, bald scharf und deutlich doppelt contourirt. In den Fällen, in denen die Kernmembran deutlich doppelt contourirt erscheint, kann man meistens eine feinere Structur an ihr erkennen. Dieselbe wird durch eine zarte Punctirung der Oberfläche gebildet und muss wohl als Ausdruck feinster Canälchen angesehen werden, welche die Dicke der Kernmembran durchsetzen und eine Communication von Kerninhalt und umgebendem Protoplasma gestatten. Sicher nachgewiesen ist die Kernmembran bei den Keimbläschen der Eier vieler Thiere (Fig. 8 u. 9). Hier ist es ihrer Resistenz zuzuschreiben, dass man beim Zerzupfen der Eier das Keimbläschen unverletzt isoliren kann. Ferner ist eine doppeltcontourirte Kernmembran auf das leichteste zu erkennen bei dem Binnenbläschen der grossen monozoen Radiolarien, über dessen Auffassung als Kern des Radiolarienkörpers ich demnächst Genaueres mittheilen werde (Taf. III Fig. 7). Auch homogene Kerne wie die Kerne der Infusorien besitzen eine Kernmembran, welche sichtbar wird so wie bei der Anwendung von Reagentien die Kernsubstanz schrumpft und sich von der Peripherie zurückzieht (Taf. III Fig. 3).

Die geschilderte Kernmembran muss nach meinem Dafürhalten scharf von der Kernrindenschicht unterschieden werden, welche wir beim Nucleus der Rhizopoden kennen gelernt haben, und die ebenfalls vielfach als Kernmembran bezeichnet wird. Die letztere bildet einen Theil der eigentlichen Kernsubstanz, erstere dagegen ist nur eine

membranöse Auflagerung derselben. Um durch einen Vergleich das gegenseitige Verhältniss beider Theile zu veranschaulichen so verhält sich die Kernrindenschicht zur Kernmembran wie die Rindenschicht des Protoplasma zur Zellmembran. — In Bezug auf die sich nunmehr weiter aufdrängende Frage, woher die Kernmembran stammt, ob sie vom umgebenden Protoplasma aus gebildet wird oder ein Ausscheidungsproduct des Kernes selbst vorstellt, kann man getheilter Meinung sein, da eine definitive Entscheidung der Frage noch nicht möglich ist. Da es ausserdem für die Auffassung, welche ich hier darstellen will, von untergeordneter Bedeutung sein würde, vermeide ich es auf das »Für« und »Wider« näher einzugehen.

Eine weitere Eigenthümlichkeit mancher Kernformen, auf welche man erst in der Neuzeit aufmerksam geworden ist, wird durch feine Fadennetze gebildet, welche sich in bläschenförmigen Kernen zwischen Nucleolus und Kernmembran ausspannen. Dieselben scheinen namentlich in den Keimbläschen unreifer Eier vorzukommen; aus eigener Anschauung kenne ich sie von dem Keimbläschen des Seeigel- und Froscheies (Taf. III Fig. 8 u. 9). Im ersteren Falle bilden die Fäden ähnlich den anastomosirenden Pseudopodien der Foraminiferen ein zartes körnchenreiches Netzwerk, welches an einer Stelle den homogenen Nucleolus in sich aufnimmt. Das Bild, welches so zu Stande kömmt, erinnert täuschend an eine Pflanzenzelle, deren Inhalt stark von Flüssigkeitsräumen durchsetzt wird. Im Froschei, in welchem zahlreiche Nucleoli vorhanden sind, bilden sich maschenartig angeordnete, namentlich bei grösseren Eiern beträchtlich breite Körnchenbänder, deren Substanz sich in Nichts vom feinkörnigen Protoplasma der umgebenden Dottermasse unterscheidet. — Was die Deutung der Erscheinung anlangt, so müssen wir wohl annehmen, dass das Netzwerk protoplasmatisch ist. Wahrscheinlich communicirt dasselbe mittelst der feinen Poren der Nucleusmembran mit dem umgebenden Protoplasma der Eizelle, von welchem es wie es scheint, auch seiner Entstehung nach, abgeleitet werden muss.

In der Ausbildung der Kernmembran und des Fadennetzes erblicke ich Anpassungserscheinungen, welche zu den Lebensverrichtungen des Zellkerns in Beziehung stehen, für eine einheitliche Beurtheilung desselben jedoch von untergeordnetem Werthe sind. Wie die Zellmembran so ist auch die Membran des Kernes wohl als ein Schutzorgan anzusehen, in sofern sie den Zellkern zur Zeit, wo seine Function pausirt, gegen den Stoffwechsel und die mannigfachen Umbildungsprocesse der Zelle abschliesst. Dagegen wird das

protoplasmatische Netzwerk, welches die Kernvacuole durchsetzt, für die Ernährung des Zellkerns von Bedeutung sein und den Zutritt von Nährstoffen vermitteln, welcher durch die Umbildung des Kerns zu einem Bläschen und die Entwicklung einer dichten Kernmembran erschwert ist. Hiermit stimmt überein, dass das protoplasmatische Netzwerk, nach dem was wir bis jetzt wissen, in seinem Vorkommen auf weitgehend differenzirte Kerne beschränkt ist. — Auf weitere Beobachtungen, welche die hier vertretene Auffassung von der Bedeutung der Kernmembran und des Fadennetzes stützen, werde ich noch später zurückkommen.

In der bisherigen Besprechung glaube ich die wichtigsten Modificationen, welche der Nucleus der verschiedenen Zellen erleiden kann, soweit es für die vorliegenden Zwecke nöthig war, erörtert zu haben und fasse ich zum Schlusse noch einmal die Hauptpuncte der Darstellung zusammen.

1) Das Wichtigste am Kern und das für ihn Characteristischste ist die »Kernsubstanz«, ein Eiweisskörper, welcher, wenn er auch viel Aehnliches mit dem Protoplasma besitzt, sich doch durch zahlreiche Eigenthümlichkeiten von ihm unterscheidet.

2) Die Kernsubstanz ist, bei den einzelnen Kernen in verschiedenem Maasse, von einer Flüssigkeit, dem »Kernsaft«, durchtränkt.

3) Die primitiven Kerne sind nichts als nackte Klümpchen dieser Kernsubstanz (Kerne des reifen und befruchteten Eies, der Furchungszellen u. s. w.).

4) Aus diesen primitiven Kernformen leiten sich die Uebrigen durch folgende Differenzirungen ab:

   a) indem sich eine Kernmembran entwickelt (Kerne der Infusorien),

   b) indem sich der Kernsaft und die eigentliche Kernsubstanz sondern, wobei dann der Kernsaft

      α) unregelmässig im Kerne vertheilt wird und zahlreiche Vacuolen bildet oder

      β) sich zwischen Kernmembran und Kernsubstanz ausbreitet und so die Bildung von einem oder mehreren Kernkörperchen veranlasst (bei den meisten thierischen und pflanzlichen Zellen),

   c) indem ein ernährendes Protoplasmanetz durch die Poren

der Membran in die Kernhöhle eindringt und den von Kernsaft erfüllten Hohlraum durchsetzt.'

Wie leicht ersichtlich ist die im Obigen angebahnte einheitliche Auffassung der verschiedenen Kernarten und ihre Reduction auf eine gemeinsame Grundform nichts Anderes als eine Zusammenfassung bekannter Thatsachen unter einem allgemeinen Gesichtspunct. Wir sind zu einem bestimmten Kernbegriff in derselben Weise gelangt, wie der Systematiker zu den einzelnen Art- und Gattungsbegriffen: durch Ausscheiden des Verschiedenartigen und Zusammenfassen des Gemeinsamen. Dafür dass der hierbei eingeschlagene Weg der richtige sei, dafür scheint mir nicht zum Wenigsten der Umstand zu sprechen, dass das Endresultat, zu dem wir gelangt sind, zur Klärung einer Summe von sonst unverständlichen Erscheinungen beizutragen vermag, weshalb ich eine kurze Besprechung derselben hier anreihe.

1) Als das überzeugendste Beispiel führe ich hier in erster Linie die Umwandlung des unreifen Eierstockseies in das reife befruchtungsfähige Ei an. Nach den Angaben meines Bruders erfolgt dieselbe in der Weise, dass von dem Keimbläschen nur der Nucleolus fortbesteht, die übrigen Kernbestandtheile dagegen (Kernmembran und Kerninhalt) einer regressiven Metamorphose verfallen und schliesslich resorbirt werden. Dieser sonst unverständliche Process wird durch die oben dargelegte Auffassung verständlich. Denn nach derselben ist der Nucleolus der functionell allein wichtige Theil, die übrigen Kernbestandtheile dagegen Gebilde, welche zur Ernährung des Nucleolus (des eigentlichen »Kernkörpers«) in Beziehung stehen, die Function desselben dagegen eher behindern als befördern. Ist es unter dieser Voraussetzung nicht verständlich, dass von dem Augenblick an, wo der Kern in Thätigkeit treten soll, der functionirende Theil von seinen hinderlichen Hüllen befreit werden muss[1].

2) Die Function des Kerns beruht auf einer Summe von Einwirkungen auf das Protoplasma der Zelle, welche einen Contact beider Substanzen nöthig machen. Dieses Ziel, die Berührung des Protoplasma mit der im Nucleolus enthaltenen Kernsubstanz, scheint in einer Reihe von Fällen noch in einer einfacheren Weise erreicht

---

[1]) In dieser Weise deutet mein Bruder die höchst auffallende Erscheinung. In seiner Arbeit hat er unterlassen diese Deutung zu geben in Hinblick auf einen der Arbeit anzuschliessenden allgemeinen Theil, dessen Ausarbeitung, wie erwähnt, später unterblieb.

zu werden, als es bei den Eizellen geschieht. Wie STRASBURGER [1]) bei den Pflanzen genauer hat verfolgen können, löst sich hier der Nucleolus im Kernsaft auf, oder richtiger er imbibirt sich mit Kernsaft, um so eine primitive Nucleusform herzustellen. Wahrscheinlich sind hier die Differenzirungen des Zellkerns noch nicht so weit gediehen, als bei den Eizellen. Das Endresultat ist in beiden Fällen dasselbe, insofern beidesmal die im Nucleolus enthaltene Kernsubstanz mit der Zellsubstanz in unmittelbare Berührung gebracht und die primitive Kernform wieder hergestellt wird.

3) Endlich erklärt es sich, weshalb gerade embryonale d. h. in Fortentwicklung begriffene Zellen sich durch stark gerinnende homogene Nuclei auszeichnen; ferner weshalb eine gleiche Kernform bei den indifferenten Zellelementen der Lymphkörperchen, welche man ja vielfach für das eigentliche Material zur Anbildung und Ergänzung der Gewebsbestandtheile hält, vorgefunden wird. Eine nach dieser Richtung hin unternommene Untersuchung, welche es sich zur Aufgabe stellt, die Veränderungen der Kerne während der Gewebsbildung zu verfolgen, würde uns sicherlich mit manchen neuen und interessanten Thatsachen bekannt machen.

Zum Schluss noch einige Worte über die bestehende Nomenclatur. Offenbar passt dieselbe wenig zu der in dieser Arbeit vertretenen Auffassung des Kerns und seiner Theile. Indem wir vom Nucleolus sprechen sind wir gewohnt, an ein Gebilde zu denken, welches vom Kerne verschieden ist oder doch wenigstens nur einen Theil desselben ausmacht, während es doch thatsächlich das Wesentlichste am Kerne bildet. Gleichwohl trage ich Bedenken, eine durchgreifende Namensveränderung vorzunehmen und beschränke mich auf die Unterscheidung von Kernmembran und Kernrindenschicht, eine Unterscheidung, welche der Histologie bisher fremd war, welche aber nothwendig ist, da verschiedenartige Bildungen hier unter demselben Namen zusammengefasst werden. Dagegen scheinen mir die Bezeichnungen Kern und Kernkörperchen zu sehr in unsere histologische Sprechweise eingebürgert zu sein, als dass es möglich sein würde, sie durch neue Worte zu ersetzen. Sollte die einheitliche Auffassung, welche ich hier durchzuführen versucht habe, Zustimmung finden, so werden sich die Begriffe, welche wir mit dem

[1]) STRASBURGER l. c. pag. 234 u. a. a. O.

Nucleus und Nucleolus verbinden, von selbst umgestalten wie es ja in der That seiner Zeit mit dem Worte »Zelle« geschehen ist.

Die vorstehenden Mittheilungen waren schon niedergeschrieben als mir SCHWALBE's »Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen« noch vor ihrem Erscheinen in der Jenaischen Zeitschrift (Bd. IX pag. 25 durch die Freundlichkeit des Herrn Verfassers im Separatabdruck zugängig wurden. In denselben beschreibt SCHWALBE die Kerne junger Ganglienzellen der Retina im frischen Zustand als gleichmässig feinkörnig, die Kerne entwickelter Ganglienzellen dagegen als Bläschen, deren Wandungen (»Kernmembran« nach SCHWALBE) aus Nucleolarsubstanz bestehen und die in ihrem Inneren ein oder mehrere ebenfalls aus Nucleolarsubstanz bestehende Kernkörperchen bergen. Die Kerne letzterer Art leitet SCHWALBE aus ersteren ab und zwar durch eine Sonderung des ursprünglich gleichmässigen Kerns in Nucleolarsubstanz und Kernsaft, wie er es selbst ausdrückt, durch »eine Vacuolisirung ähnlicher Art, wie sie innerhalb der Pflanzenzellen zur Scheidung von Protoplasma und Zellsaft führt«. Diese Darstellung stimmt, wie aus dem kurzen Referat ersichtlich, vollkommen mit den allgemeinen Auffassungen überein, welche ich im Obigen mitgetheilt habe; nur in der Bezeichnungsweise ergeben sich geringfügige Differenzen. Das was ich im Anschluss an die Terminologie meines Bruders »Kernsubstanz« nenne, bezeichnet SCHWALBE mit AUERBACH als »Nucleolarsubstanz«; ferner entspricht SCHWALBE's »Kernmembran« meiner »Kernrindenschicht«; für die flüssigeren Kernbestandtheile haben wir beide den von KÖLLIKER stammenden Namen »Kernsaft« beibehalten.

Jena, den 2. December 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1. Homogener Furchungskern mit umgebendem Protoplasma.

Fig. 2 *a—d*. Verschiedene Entwicklungsformen des verästelten Zellkerns aus den MALPIGHI'schen Gefässen der Raupe von Pieris brassicae (homogene Kerne mit eingestreuten Fettkörnchen).

Fig. 3. Zellkerne von einer Vorticelline (Carchesium polypinum); in *b* ist die Kernmembran durch Schrumpfung der Kernsubstanz deutlich geworden, ein Vorgang, welcher eben so wohl am lebenden Kern im natürlichen Zustand eintreten, als auch künstlich durch die Einwirkung von Reagentien hervorgerufen werden kann.

Fig. 4. Vacuolisirte Nucleoli aus dem Froschei.

Fig. 5 u. 6. Heliozoenkerne mit Nucleolus und Kernrindenschicht. Fig. 5 Actinophrys sol, Fig. 6 von einem jungen Actinosphaerium Eichhorni (nach F. E. SCHULZE Rhizopodenstudien Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. IX.

Fig. 7. Binnenbläschen von Thalassolampe margarodes. *a* Nucleoli mit nucleolinusartigen Anhäufungen von Fettkörnchen, *b* Nucleoli mit Vacuolen (das Bild ist aus zweien combinirt, in einem Falle waren Fettkörnchen, im anderen Vacuolen vorhanden) *c* Kernmembran.

Fig. 8—10. Keimbläschen mit deutlich doppelt contourirten Kernmembranen (nach Zeichnungen von O. HERTWIG). Fig. 8 von einer wenig entwickelten Eizelle des Frosches; Fig. 9 vom Seeigelei; Fig. 10 von einem Spinnenei. Fig. 8 und 9 lassen ein reiches protoplasmatisches Fadennetz erkennen, Fig. 10 eine Kernmembran mit deutlichen Poren.

Fig. 11 u. 12. Multinucleoläre Amoebenkerne (nach GREEFF: Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. II u. IX). Fig. 11 von Amphizonella vestita, Fig. 12 von Pelomyxa palustris. Um den Vergleich mit den äquivalenten Theilen der übrigen Kerne zu erleichtern habe ich die Nucleoli dunkel gezeichnet.

Mittheilungen über Coelenteraten.

Von

G. v. Koch.

Mit Tafel IV.

I. Zur Anatomie von Halisarca Dujardini. Johnst.

Durch F. E. Schulze's Arbeit über Sycandra raphanus [1]) veranlasst, gebe ich hier eine Skizze des Baues von Halisarca Dujardini, soweit mir derselbe an Spiritusexemplaren klar wurde. Das Material erhielt ich von Helgoland, wo dieser Schwamm auf Tangen nicht selten vorkommt. Er bildet dort kleine Knollen von verschiedener Form oder erscheint auch oft nur als ein dünner Ueberzug seiner Unterlage.

Ich unterscheide bei Halisarca Entoderm, Mesoderm und Ektoderm. — Das Entoderm bildet nahezu cylindrische Röhren, welche gewöhnlich sehr unregelmässig verlaufen und nur in einzelnen Fällen ziemlich parallel zu einander liegen. — Das Mesoderm bildet die Hauptmasse des Schwamms und wird von den Entodermröhren und ausserdem noch von unregelmässigen Höhlungen (Intercanälen) durchzogen. Es besteht aus einer sehr elastischen, structurlosen und durchsichtigen Zwischensubstanz und aus in derselben zerstreuten unregelmässigen Zellen, welche meist kurze Fortsätze besitzen. Ausserdem finden sich in der Zwischensubstanz noch einzelne grössere Zellen, welche kuglig sind, einen sehr deutlichen Kern besitzen und wahrscheinlich als junge Eier angesehen werden müssen. — Das Ektoderm überzieht die ganze Oberfläche des Schwamms. Es

[1]) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 25. Suppl.

besteht aus einer einfachen Zellschicht, deren Elemente den Zellen des Mesoderms bis auf die fehlenden Fortsätze gleichen, und einer von den Zellen ausgeschiedenen Cuticula. Die letztere gleicht ganz der Zwischensubstanz des Mesoderms, ist überall nahezu gleich dick und zeigt an einzelnen Stellen eine zarte Streifung. — Ob die Intercanäle eine Ektodermzellschicht besitzen, konnte ich nicht ganz genau nachweisen. Eine Cuticula scheint hier immer zu fehlen.

II. Zur Frage über die Herkunft der Eier und Samenfäden bei den Hydroiden.

Im vorigen Jahre veröffentlichte E. van Beneden[1], eine Abhandlung über Hydractinia echinata, in welcher er nachwies, dass bei diesem Hydroiden die Eier sich aus Entodermzellen, die Samenfäden sich aus Ektodermzellen entwickeln. Ich gebe hier einige Beobachtungen, zum Theil an anderen Arten, welche diese wichtige Thatsache bestätigen.

a. Weibliche Geschlechtsknospen.

Coryne fruticosa[2]. Die Entwicklung stimmt mit der von H. echinata fast vollkommen überein. Die Anlage von Eiern vor der Ausstülpung der Knospe konnte ich nicht nachweisen. S. Fig. 6 u. 7.

Tubularia larynx[2]. Die Entwicklung erfolgt im Anfang ganz ähnlich wie bei H. echinata, die Geschlechtsknospe erreicht aber eine viel höhere Entwicklungsstufe, die Zahl der Eier ist viel grösser und dieselben schlüpfen erst als Larven aus. S. Fig. 3—5.

b. Männliche Geschlechtsknospen.

Hydractinia echinata. Meine Beobachtungen, welche sich bis auf die jüngsten Entwicklungsstadien erstrecken, stimmen vollkommen mit denen van Beneden's überein. S. Fig. 8—10.

Tubularia larynx. Auch hier ist am Anfang die Entwicklung der

---

[1] Bull. d. l'Acad. 2. Série, tome XXXVII.: »De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire; caractère sexuel de deux feuillets primordiaux de l'embryon; hermaphroditisme morphologique de toute individualité animale; essai d'une theorie de la fécondation; par M. Ed. van Beneden, membre de l'Academie.«

[2] Kurz beschrieben in d. Jenaer Zeitschrift für Naturwissenschaft 1873.

Gemmen ganz ähnlich wie bei H. echinata, und erst später treten Differenzirungen, welche aber für die vorliegende Frage unwesentlich sind, auf. S. Fig. 11.

Tubularia Couthbuyi. Eine Abbildung der männlichen Gemmen bei Agassiz[1] stimmt mit der meinigen von T. larynx fast vollständig überein. S. Fig. 15.

Parypha crocea. Auch von dieser Art gibt Agassiz[1] Abbildungen, welche ohne Zweifel denselben Hergang darstellen, wie er von v. Beneden bei H. echinata beschrieben wurde. S. Fig. 12—14.

III. Ueber die männlichen Geschlechtsknospen von Eudendrium ramosum.

Diese Geschlechtsknospen weichen in sehr eigenthümlicher Weise von den bei verwandten Hydroiden vorkommenden Zuständen ab, und halte ich es deshalb für nützlich, auf dieselben aufmerksam zu machen.

Sie stehen in einem Kreis am aboralen Ende eines Polypen und entwickeln sich wie bei anderen Hydroiden zuerst in der Form einer Ausstülpung. Diese bekommt dann nahe an ihrem Ende eine ringförmige Verdickung der Wandung, der bald noch eine zweite folgt. Während die erste Verdickung sich immer mehr vergrössert und zuletzt zu einer Kugel wird, deren Inhalt in Samenzellen zerfällt, wächst auch die zweite, und eine dritte beginnt sich anzulegen. Sind die Samenfäden der ersten Kugel vollständig reif geworden, so platzt dieselbe, die Samenfäden werden frei und es bleibt von ihr nur das zusammengeschrumpfte Ektoderm übrig, da sich das Entoderm schon vorher zurückgezogen hatte. In ähnlicher Weise entwickelt sie auch die zweite und dritte und wahrscheinlich noch mehrere Kugeln hintereinander, indem immer die vorderste reif wird, während die nachkommenden sich erst bilden. — Sollte sich eine ähnliche Art von Knospung auch bei anderen Hydroiden und besonders bei solchen, welche Medusen produciren, nachweisen lassen, so würde man diese Thatsache mit dem Auftreten der Scyphostoma- und Strobila-Form der höheren Medusen in Zusammenhang bringen können.

Darmstadt, Januar 1876.

---

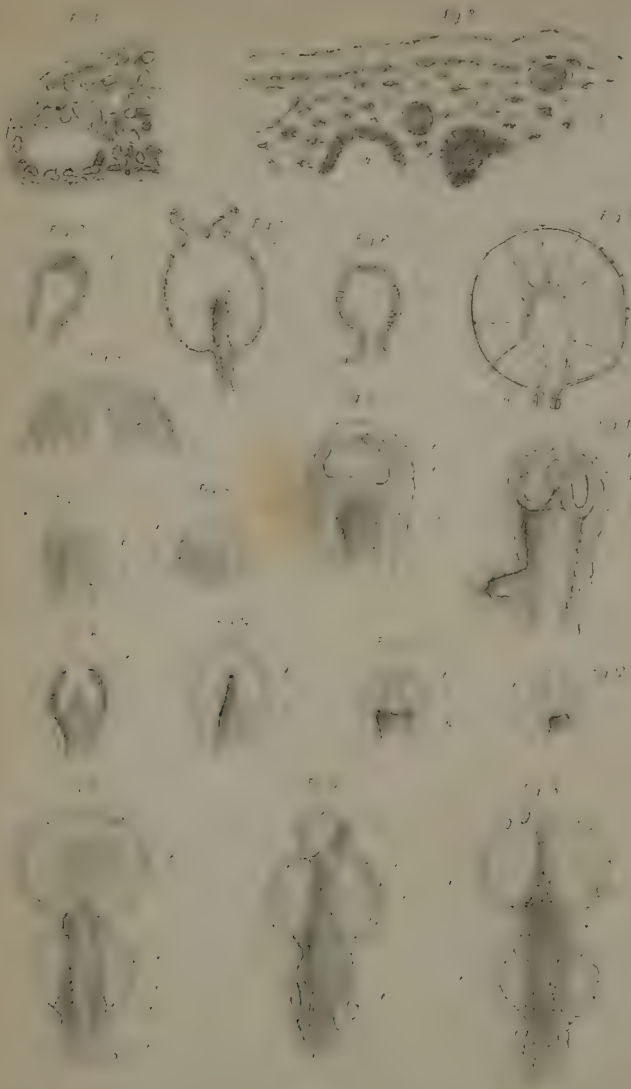
[1] Louis Agassiz: Contributions to the Natural history of United States. Acalephae. 1862.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1. Halisarca Dujardini von Helgoland. Theil eines Durchschnittes bei schwacher Vergrösserung.
Fig. 2. Ein Stück davon stärker vergrössert.
Fig. 3. Tubularia larynx. Ganz junge weibliche Geschlechtsknospe.
Fig. 4. Aeltere Knospe mit fast reifen Eiern.
Fig. 5. Noch ältere Knospe, aus der die Embryonen schon ausgeschlüpft sind. Das die Wand auskleidende und den Nahrungscanal darstellende Entoderm ist deutlich zu sehen.
Fig. 6. Coryne fruticosa. Junge Knospe.
Fig. 7. Reife Knospe davon.
Fig. 8. Hydractinia echinata. Ganz junge männliche Knospe.
Fig. 9. Dasselbe Exemplar, etwas später angesehen.
Fig. 10. Eine ältere Knospe.
Fig. 11. Tubularia larynx. Zwei Knospen.
Fig. 12. Parypha crocea. Junge männliche Knospe.
Fig. 13. Eine etwas ältere.
Fig. 14. Eine noch ältere.
Fig. 15. Tubularia Couthbuyi. Männliche Knospe.
Fig. 16. Eudendrium ramosum. Männl. Knospe.
Fig. 17. ditto.
Fig. 18. ditto.

NB. Fig. 1—4 u. 6—7 sind nach Durchschnitten in Alkohol erhärteter Exemplare gezeichnet.
Fig. 5, 8—11, 16—18 sind nach dem Leben gezeichnet.
Fig. 12—15 sind schematisirte Copien nach Agassiz.
In allen Figuren bedeutet *n* Entoderm, *e* Ektoderm, *t* Hoden, *o* Ovarium.



Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus.

Von

Dr. W. Rolph.

Mit Tafel V—VII.

Schon von jeher hat der Lanzettfisch durch seine merkwürdige Organisation, welche ihm den niedersten Platz im System der Wirbelthiere anwies, die Aufmerksamkeit der Zoologen auf sich gezogen. Aber erst durch die glänzenden Untersuchungen KOWALEWSKY's, in Verbindung mit den an sie geknüpften phylogenetischen Theorien, wurde seiner Bedeutung der Werth gegeben, welchen man ihm jetzt allgemein zuspricht. Die Verwandtschaftsbeziehungen, welche KOWALEWSKY zwischen Amphioxus und den Manteltieren entdeckte, liessen in ihm den Angelpunct zwischen Wirbellosen und Wirbelthieren erkennen, und wiesen auf ihn als das Thier hin, welches dem gemeinsamen Stammvater aller Wirbelthiere am ähnlichsten sei.

So wurde unser Fischchen mit einem Schlage zu dem »nächst dem Menschen wichtigsten Wirbelthier«.

Wie der Anatom jedes Organ durch die ganze Stufenleiter der Vertebraten bis zum Lanzettfisch verfolgte, gerade von diesem die wichtigsten Aufschlüsse erwartend, so suchte nun auch der Embryologe ebendort den Schlüssel zum Verständniss der complicirteren Entwicklungsvorgänge der höheren Thiere.

So kann es denn nicht Staunen erregen, dass eine nicht unbedeutende Zahl von Forschern den Lanzettfisch zum Gegenstand ihres Studiums gemacht hat, dass namentlich in den letzten Jahren von allen Seiten Beiträge zur Kenntniss seines Baues einliefen.

Man sollte danach erwarten, dass wir nun im Stande wären uns ein klares Bild von der Organisation des Lanzettfisches zu machen, aber wir werden mit Erstaunen gewahr, dass dieses nicht der Fall ist. Nicht blos über die feineren Fragen des histologischen Baues, deren Lösung nicht nur beträchtlichere Anforderungen an die technische Fertigkeit des Beobachters stellt, sondern auch oft ohne frisches Material gar nicht zu erlangen ist, herrschen beträchtliche Meinungsdifferenzen, nein, auch gröbere anatomische Verhältnisse sind noch Gegenstand des Streites.

Je grössere Bedeutung aber dem Lanzettfische zugeschrieben wird, sei es nun mit Recht oder Unrecht, um so wichtiger scheint mir jeder Versuch die Widersprüche zu lösen und somit zur Kenntniss des einfachsten aber am wenigsten verstandenen Wirbelthieres beizutragen.

Fragen wir nach der Ursache, weshalb die Organisation des Amphioxus uns noch immer ein ungelöstes Räthsel ist, so werden wir antworten müssen: Weil es bis jetzt nicht gelungen ist, den Bau des erwachsenen Thieres auf den der Larve zurückzuführen. Als Grund hierfür wiederum pflegt man gewöhnlich unsere mangelhafte Kenntniss vom Bau der Larven anzugeben, welche allerdings trotz der citirten Arbeit Kowalewsky's noch sehr im Argen liegt. Seit 1870 ist keine Arbeit über diesen Gegenstand erschienen.

Aber jede nur mit einiger Aufmerksamkeit und Sorgfalt angestellte Untersuchung des erwachsenen Thieres zeigt auch hier eine ganze Reihe von Lücken unseres Wissens. Eine dieser Lücken auszufüllen war meine Absicht, als ich im Januar eine Untersuchung der Chorda des Lanzettfisches unternahm. Doch bald lenkte sich meine Untersuchung auf andere Organe, besonders die Leibeshöhle, und führte zu Resultaten, welche ich in einer vorläufigen Mittheilung niedergelegt habe [1]. Die den Sommer hindurch fortgesetzten Untersuchungen setzten mich in Stand zwei fernere Mittheilungen [2] zu veröffentlichen; doch schob ich eine ausführliche Publication hinaus, in der Hoffnung, dass mir im Herbst auf Helgoland Gelegenheit geboten werden würde Larven zu untersuchen.

Leider ist diese Hoffnung nicht erfüllt worden, und ich glaube jetzt nicht länger zögern zu sollen, um so weniger als mich Herr Prof. Meissner in Göttingen in der liberalsten Weise durch Demon-

[1] Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig. Januar 1875.

[2] Ebenda Mai und Juli.

stration seiner ebenso schönen als zahlreichen Zeichnungen mit den Ergebnissen mehrjähriger Untersuchungen bekannt gemacht hat. Es ist mir eine angenehme Pflicht ihm hierfür an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank zu sagen.

Zu meinem Bedauern ist auch der Versuch lebende Lanzettfische zur Untersuchung zu erhalten ungünstig abgelaufen. Die Exemplare, welche mir mein Freund Dr. von Ihering so liebenswürdig war aus Neapel mitzubringen, gelangten in völlig unbrauchbarem Zustand in meine Hände.

Dagegen standen mir vorzüglich erhaltene und gut in Alkohol erhärtete erwachsene Exemplare in solcher Menge zu Gebote, dass die Sparsamkeit im Verbrauche der Gründlichkeit der Untersuchung nicht hindernd in den Weg trat. Die Thiere sind von Herrn Dr. Dieck in Messina gesammelt und dem hiesigen zoologischen Institut in bekannter Freigebigkeit zum Geschenk gemacht worden.

Da ich nicht beabsichtige auf diesen Seiten eine Monographie des Amphioxus zu geben, sondern nur die Ergebnisse einer zwar auf alle Organe ausgedehnten aber ungleich fruchtbaren Untersuchung, so werde ich im Stande sein einzelne Abschnitte sehr kurz zu behandeln. Diese Abschnitte betreffen theils Organe, zu deren Kenntniss meine Studien nichts Wesentliches neu beizutragen vermochten, z. B. das Centralnervensystem, theils solche, zu deren feinerer Untersuchung mir die Beobachtung des frischen Gewebes unerlässlich schien. Letzteres trifft besonders zu für die peripherischen Nerven und die Endigung derselben, für die Sinnesorgane und die Muskulatur.

Um eine ermüdende Wiederholung allbekannter Thatsachen zu vermeiden, verweise ich auf die Darstellungen, welche unter den älteren Autoren Rathke[1], Joh. Müller[2] und Quatrefages[3], unter den neueren Stieda[4], über die Lebensweise und allgemeine Körperform unseres Thieres geben[5].

---

[1]) Bemerkungen über den Bau d. Amph. lanc. Königsberg 1841.

[2]) Ueber Bau etc. des Amph. lanc. Abhdl. Berl. Akad. 1842 pag. 85.

[3]) Mémoire etc. du Branchiostome ou Amph. Ann. sc. nat. IIIe sér. Zool. tom. IV pag. 235.

[4]) Mémoires Acad. Imp. St. Pét. VII sér. tom. XIX No. 7.

[5]) Man vergleiche ferner auch noch:

Lindsay. Annals and mag. of nat. hist. 2d ser. XX pag. 339. 1857.

Bert. Ebenda 3 ser. XX pag. 302. 1867 und Cpts. rendus LXV. pag. 364. 1867.

Ich gehe daher sofort zur Behandlung der einzelnen Organe über, wobei die einschlägige Literatur eingehende Berücksichtigung finden wird.

Das Skeletsystem.

Man ist gewohnt hierher nur die Chorda dorsalis zu rechnen, was auch STIEDA in seiner Monographie gut heisst. Ich schliesse mich aus verschiedenen Gründen dieser Ansicht nicht an, sondern ziehe den sogen. Mundknorpel und das Stützorgan des Kiemenkorbes, die Kiemenstäbe, mit hinzu.

Die Chorda, ein an beiden Enden zugespitzter elastischer Stab, durchzieht das Thier in ganzer Länge. Während alle übrigen Autoren dieselbe für unsegmentirt erklären, behauptet GOODSIR [1], dass sie deutlich in etwa sechzig aufeinanderfolgende Wirbel getheilt sei. Ich werde auf diese Angabe, der ich ebenfalls entgegentreten muss, noch später zurückkommen.

Die Rückensaite besteht aus Scheide und Inhalt; letzterer bildet die Masse der eigentlichen Chorda. Erstere lässt zwei concentrische Hüllen erkennen: Die äussere und innere Chordascheide. Die eine bildet ein glattes Rohr von elliptischem oder kreisförmigem Querschnitt, die andere sendet Fortsätze aus, welche nach dem Rücken zu die Rückenhöhle, nach dem Bauche zu die Leibeshöhle umfassen.

Der histologische Bau der Chorda des Amphioxus unterscheidet sich sehr auffallend von den Verhältnissen, die wir in der Chorda aller übrigen Wirbelthiere finden. Wir vermissen gänzlich jene characteristischen grossblasigen Zellen, und finden statt dessen eine grosse Zahl von senkrecht zur Längsachse des Thieres gestellten dünnen Scheiben, die gar keine Aehnlichkeit mit jenem Gewebe haben. Dieser Umstand hat seit der Entdeckung des Organes die Aufmerksamkeit der Anatomen auf sich gezogen; kein anderes Organ des Lanzettfischchens ist mit gleicher Sorgfalt und Vorliebe untersucht worden. GOODSIR's Angaben werden von JOH. MÜLLER [2] bestätigt, welcher, ohne tiefer in die histologischen Verhältnisse einzudringen, die Querscheiben als faserige Blättchen beschreibt. QUA-

[1] Trans. roy. soc. Edinbg. XV pag. 1. 1841.
[2] Abhandl. Berl. Akad. 1842. pag. 85.

TREFAGES [1]) spricht mit Bestimmtheit die Behauptung aus, dass die Chordascheiben aus einer grossen Zahl polygonaler Zellen bestünden. Seine Figuren lassen an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig; aber niemand ist im Stande diese Beobachtung zu bestätigen. MAX SCHULTZE [2]) lässt die gesammte Chorda aus Cuticularmasse bestehen. MARCUSEN [3]) findet zwischen den Querscheiben eine protoplasmatische Zwischensubstanz und, was besonders hervorgehoben zu werden verdient, auf denselben eine Anzahl hell lichtbrechender Kerne. BERT's sehr oberflächliche Beschreibung ist mir gänzlich unverständlich. Viel gründlicher sind die sehr detaillirten Beobachtungen WILH. MÜLLER's [4]). Er macht die Entdeckung, dass der von der inneren Chordascheide eingeschlossene Raum von den bekannten Scheiben nicht gänzlich ausgefüllt wird. Auf der Dorsalseite lassen die concav ausgeschnittenen Scheibenränder einen flachen Hohlraum frei. Dieser wird von verzweigten Zellen, deren Ausläufer vielfach mit einander anastomosiren, eingenommen. Ein ähnlicher, aber weniger constant auftretender Raum findet sich auch an der Bauchseite der Chorda. Dieses Gewebe stelle die ursprünglichen Chordazellen dar. In dem Gebiete der Querscheiben sollen sie durch Verschmelzung in der Querrichtung und durch Ausscheidung von Intercellularsubstanz in der zur Längsachse des Thieres senkrechten Richtung zu Grunde gegangen sein. Kerne hat W. MÜLLER hier nicht gefunden, während er solche für das ventrale Gewebe beschreibt. STIEDA [5]) weicht wesentlich von MÜLLER ab. Er findet dass die Scheiben der Chorda aus einer grossen Zahl von Faserzellen bestehen, die mit verbreiterter Basis, in der ihr Kern liegt, der Scheide anliegen und in der Querrichtung des Organes mit einander anastomosiren. Mitten in der Chorda selbst findet er keine Kerne. Nur eine Angabe sagt das Gegentheil aus: Bei jungen Exemplaren bemerkte STIEDA sternförmige Zellen mit grossem Kern und ein bis zwei Kernkörperchen. Der Durchmesser der Zelle sei 0,014 bis 0,017, des Kerns 0,01, des Kernkörperchens 0,0014. Die Zellen seien unregelmässig vertheilt, doch vornehmlich im Mittelstück zu finden. Was das dorsale MÜLLER'sche Gewebe betrifft, so ist es zwar erwähnt, aber die Abbil-

---

[1]) Ann. sc. nat. IIIe sér. Zool. tom. IV. pag. 235.
[2]) Zeitschr. f. wiss. Zool. III 1852. pag. 416.
[3]) Comptes rend. LVIII. 1864. pag. 479. und LIX. pag. 89.
[4]) Jenaische Zeitschr. VI pag. 327. 1871.
[5]) Mém. de l'Acad. St. Pét. VIIe sér. XIX. No. 7.

dungen scheinen im Gegentheil zu beweisen, dass STIEDA dasselbe gar nicht gesehen hat. Das Auffallendste gerade an diesem Gewebe, der lockere Zusammenhang und der Verlauf seiner Fasern in zumeist senkrechter Richtung, ist nicht berührt. Ich kann mir einerseits nicht denken, dass einem geübten Beobachter dieses Gewebe entgangen ist, andrerseits aber bin ich nicht im Stande die ausdrücklich dafür gegebene Abbildung [1] auf das MÜLLER'sche Gewebe zu beziehen. STIEDA muss MÜLLER's leider nicht durch Figuren illustrirte Angaben missverstanden haben. Sein Resultat ist folgendes: Die Chorda des Amphioxus besteht aus quergestellten faserigen Zellen, die in der Hauptmasse derart mit einander verschmelzen, dass sie nicht mehr isolirt zu erkennen sind. Nur im oberen und unteren Abschnitt seien sie noch deutlich zu unterscheiden.

KOSSMANN [2] schliesst sich nur in wenigen Puncten den Vorgängern an. Nach ihm, der die ersten, wenn auch, wie wir später sehen werden, nicht ganz zutreffenden Abbildungen des MÜLLER'schen Gewebes gibt, findet sich in den Querscheiben keine Spur von Zellen.

Dieses mächtig entwickelte Organ, die Hauptmasse der sogen. Chorda, sei nichts als Cuticularsubstanz, abgesondert von dem zarten dorsalen Gewebe, der echten Chorda. Diese Absonderung sei einseitig nur nach der Bauchseite hin erfolgt, so dass sich hier gewaltige Massen anhäuften, während auf der Rückenseite nur schmale Streifen der Substanz, wie Querbrücken, die Chorda überzögen. Einen Vergleich mit den Verhältnissen zwischen Chorda und Chordascheiden anderer niederer Wirbelthiere (Selachier und Störe) ziehend kommt KOSSMANN zu dem Schluss, dass das bis jetzt für eigentliche Chorda gehaltene querscheibige Organ innere cuticulare Chordascheide sei, die er mit dem Namen Pseudochorda bezeichnet.

KOSSMANN erfuhr erst während des Druckes seiner Arbeit von den früher erschienenen Abhandlungen WILH. MÜLLER's und STIEDA's. In einem Nachtrag hält er seine Angaben in ihrem ganzen Umfange aufrecht, und sucht besonders nachzuweisen, dass die von ersterem entdeckten, von letzterem bestätigten Querschlitze der Chordascheide in der That keine Schlitze wären, sondern eben jene von ihm beschriebenen Querbrücken der Pseudochorda. Die Existenz eines

---

[1] l. c. Taf. 1 Fig. 22.

[2] Verh. d. med. phys. Ges. zu Würzburg N. F. VI pag. 82.

dem dorsalen ähnlichen Gewebes an der Bauchseite bestreitet er, indem er solche Bilder als Artefakte bezeichnet.

Mihalkowics [1] schliesst sich ohne etwas Neues zu bringen, so eng den Resultaten von W. Müller und Stieda an, dass ich von besonderer Aufführung seiner Ergebnisse Abstand nehmen kann. Er sieht bekanntlich in der Chorda ein aus dem äusseren Blatte abstammendes Epithelgebilde.

Gleichzeitig mit mir bearbeitete Moreau die Chorda des Amphioxus und gelangte zu Resultaten (Bull. acad. roy. Belg. 2me Sér. XXXIX No. 3), die sich mit den meinen vollkommen decken. Seine schöne Abhandlung ging mir an demselben Tage zu, für welchen ich in der Leipziger Naturf. Gesellschaft einen Vortrag über dieses Thema angekündigt hatte (vergl. die bezügl. Sitzungsberichte. Mai 1875). Diese Uebereinstimmung dürfte die Richtigkeit unserer Angaben gegenüber jenen unserer Vorgänger verbürgen. Kann ich nun auch die erste Entdeckung mancher eigenthümlicher und wichtiger Verhältnisse der Chorda nicht mehr für mich in Anspruch nehmen, so bin ich doch im Stande manches genauer darzustellen und einiges Neue hinzuzufügen.

Indem ich nun zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe schicke ich einige Worte über die Behandlung der Präparate voraus. In Alkohol erhärtete Exemplare lieferten mir die zweifellos besten und natürlichsten Bilder, viel bessere als in Chromsäure eingelegte Thiere. Zur Einbettung wurde nur Hollundermark benutzt.

Als Färbemittel für die Schnitte, die einzeln behandelt wurden, empfehle ich besonders Beale's Carmin. Nachdem der Schnitt hinreichend gefärbt ist, wäscht man ihn aus und behandelt ihn mit Glycerin, dem ein Theil auf hundert Salzsäure [2] zugesetzt ist. Die Wirkung dieses Reagens beobachtet man unter dem Mikroskop. Macht sich die Kernfärbung hinreichend deutlich, so bringt man den Schnitt in reines Glycerin, oder behandelt ihn weiter zum Einschluss in Dammarlack. Beide Methoden geben schöne Bilder, doch gebe ich der ersteren den Vorzug, besonders für die Chorda. Auch die Behandlung der in Beale's Carmin gefärbten Schnitte mit Kali aceticum liefert recht gute Bilder, die aber leider nur kurze Zeit ihre

---

[1] Wirbelsaite und Hirnanhang. Arch. f. mikr. Anat. XI 1875. pag. 389.

[2] In meiner vorläufigen Mittheilung l. c. Mai 1875 steht Essigsäure statt Salzsäure. Ich habe nur in einer geringen Anzahl der versendeten Exemplare dies Versehen corrigiren können.

Schönheit bewahren. Als definitives Einschlussmittel kann ich dieses Reagens nicht empfehlen.

In dem Inhalt der Chordascheide unterscheiden wir zwei verschiedene Bestandtheile: Erstens die bekannten Querscheiben, zweitens das von MÜLLER entdeckte zarte Gewebe, welches ich als MÜLLER'sches oder reticuläres Gewebe bezeichnen will.

Die Chordascheiben folgen in ihrer Gestalt dem Querschnitte der Chorda, haben also im Allgemeinen eine elliptische Figur. Während sie sich jedoch mit ihren seitlichen Rändern eng an die Wand der Chordascheide anlegen, zeigt ihr oberer, dorsaler Rand einen flachen Ausschnitt. So entsteht hier ein niedriger quer-elliptischer Raum. Da dieses Verhalten sich an allen, wie Geldstücke aneinander gelegten Querscheiben wiederholt, so erhalten wir das Bild einer flachen (queren) Röhre, welche dorsalwärts von der Chordascheidenwand, ventralwärts von den Rändern der Platten gebildet wird. Ein ganz ähnlicher Hohlraum, der aber bei weitem nicht so constant auftritt, keineswegs jedoch als Artefakt gedeutet werden kann, findet sich auch an der Ventralseite der Chorda. Beide sind durch das gleiche, das MÜLLER'sche, Gewebe ausgefüllt und stehen mit einander durch die Lücken zwischen den Chordaplatten in Zusammenhang. Diese Lücken, welche im Allgemeinen nur eng sind, erweitern sich manchmal beträchtlich, und in solchen Fällen durchzieht das reticuläre Gewebe den ganzen Querschnitt der Chorda. Dies Verhalten fand sich zuweilen in mehreren, einmal in 5 auf einanderfolgenden Segmenten, die durch die abwechselnde Abzweigung der Muskellamellen bezeichnet werden, wiederholt.

Die Chordascheiben färben sich nur sehr schwach; man muss sehr intensiv färben, um etwas zu erreichen. Schon eine schwache Vergrösserung zeigt an ihnen eine feine Querstreifung, deren alle Beobachter von J. MÜLLER an Erwähnung thun, und welche sie theils als Zellgrenzen theils als Fasern deuten. Der Verlauf dieser Streifen ist ein horizontaler im Mittelstück, ein einwärts gebogener an der Rücken- und Bauchseite. Sie sind der Ausdruck einer Faltung, welche sich auf Längsschnitten der Chorda zeigt. Fig. 1 Taf. V. Sie verschwinden wenn man eine isolirte Platte dehnt. Zerreisst man durch zu starken Zug eine Platte, so zeigt der Bruch einen glatten Rand, parallel der Streifung. Ich kann daher WILH.

Müller nicht beistimmen, welcher die Streifen als die ursprünglichen Grenzen der verschmolzenen Chordazellen betrachtet, noch viel weniger aber Stieda, der in ihnen selbst die Faserzellen der Chorda zu sehen meint.

Ausser dieser Streifung erkennt man jedoch schon bei schwacher Vergrösserung (2—300) eine Anzahl sehr hell lichtbrechender Körperchen: es sind, wie man bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen leicht erkennt, Kernkörperchen, die in ovalen grossen Kernen liegen. Sie sind es ohne Zweifel, welche schon Marcusen gesehen hat und als »noyeaus tout a fait transparents« beschreibt[1]. Um die Kerne gruppirt sich ein feinkörniges Protoplasma, welches sich strahlenförmig auszieht und mit seinen zarten Ausläufern oft grössere Strecken durchläuft. Ich habe in Fig. 2 eine treue Abbildung gegeben. Die Grösse der Kerne beträgt 0,009 bis 0,012, des Kernkörperchens 0,002 bis 0,003. Bei jungen Exemplaren sind diese Kerne sehr leicht nachzuweisen. Man findet sie besonders um die Mitte der Platten gruppirt in grösserer oder geringerer Zahl. Moreau gibt 2 bis 4 für den Querschnitt an, ich zählte zuweilen ein Dutzend und mehr. Aber auch erwachsenen Thieren fehlen sie nicht, wenngleich sie nicht in gleicher Häufigkeit auftreten. Kennt man sie erst, so findet man sie auch ohne Schwierigkeit auf ungefärbten Schnitten. Das durch sein äusserst starkes Lichtbrechungsvermögen auffallende Kernkörperchen zeigt, wo man zu suchen hat. Stieda ist ausser Moreau der einzige, welcher diese Kerne gesehen hat und beschreibt (l. c. p. 11), freilich wie jener auch nur bei jungen Thieren. Aber er geht zu leicht über diesen Fund fort.

Auf der von ihm citirten Abbildung 24 finde ich nichts, was der Beschreibung entspräche, ebensowenig auf irgend einer anderen. Auf senkrechten Längsschnitten sah ich oft in den Chordaplatten längliche Unterbrechungen, Löcher, die scharf contourirt waren und zuweilen in grösserer Zahl über einander lagen. Ich habe solche in Fig. 4 *x* gezeichnet. Sollten es vielleicht diese Bilder sein, welche Quatrefages die regelmässige Zusammensetzung der Scheiben aus polygonalen Zellen vortäuschten? Mit den beschriebenen Kernen sind sie nicht zu verwechseln.

Mit obigen Bildern gar nicht zu verwechseln ist das Aussehen des Müller'schen Gewebes, welches, wie oben gesagt, in der dorsa-

[1] Cpt. rend. LVIII 1864. pag. 480.

len Ausbuchtung der Chordascheiben regelmässig, in der ventralen viel weniger constant auftritt, und zuweilen den ganzen Querschnitt erfüllt. Ich habe in Fig. 1 Taf. V den oberen Theil eines Querschnittes durch die Chorda eines noch nicht geschlechtsreifen Exemplares abgebildet. Wir sehen den dorsalen Hohlraum durch ein zartes netzförmig verzweigtes Gewebe durchzogen, dessen Fasern im Wesentlichen in dorsoventraler Richtung, also senkrecht gegen die Streifen der Chordaplatten verlaufen. Diese Fasern sind die Ausläufer von Zellen, welche je nach ihrer Lage eine verschiedene Gestalt zeigen. Liegen sie in dem Hohlcanal selbst, frei in das Gewebe eingeflochten, so ist ihre Form sternförmig verästelt, wie bei *a* zu erkennen ist, oder einseitig verzweigt, wie ich es bei *b* dargestellt habe. Letztere Form zeigte sich meist zwischen die Chordascheiben eingesenkt. Nahe der innern Wand der Chordascheide platten die Zellen sich merklich ab, und während jene, namentlich die zuletzt beschriebenen, pralle, blasige Form zeigen, haben diese ihr Protoplasma grösstentheils verloren, so dass die Membran fast nur den dunkel gefärbten Kern, der ein oder mehrere Kernkörperchen zeigt, einschliesst. Noch vielmehr zur Plattenform reducirt sind endlich jene Zellen, welche die Chordascheide innen auskleiden (*c*). Protoplasma ist hier nicht mehr wahrzunehmen, man sieht nur noch die Kerne. Die Chordascheide erhält dadurch hier eine Auskleidung, die genau so aussieht wie der Endothelbelag, welcher dieses Organ nach aussen hin überzieht (*d*). Fig. 3 zeigt dasselbe Gewebe auf einem senkrechten Längsschnitt durch die Chorda. Fig. 4 endlich zeigt es an einer Stelle, wo es den ganzen Querschnitt einnimmt, auf einem horizontalen Längsschnitt. Seine Zellen zeigen denselben Character, wie die in Fig. 1 mit *a* bezeichneten. Die blasigen Zellen des MÜLLER'schen Gewebes hatten eine Grösse von etwa 0,008 Mm. Der Kern betrug 0,0035, das Kernkörperchen 0,001 höchstens. Beim erwachsenen Thiere konnte der endothelartige Zellbelag gewöhnlich nur in dem Raum zwischen den gleich zu erwähnenden Schlitzen der Scheide nachgewiesen werden; nur selten zeigte er sich auch tiefer, nie im ganzen Umkreis, höchstens noch ventralseits. Die blasigen in Fig. 1 mit *a* und *b* bezeichneten Zellen fehlten erwachsenen Thieren stets. Endlich muss noch eine sehr auffallende Eigenschaft des reticulären Gewebes erwähnt werden, welche in Beziehung steht zu einer Eigenthümlichkeit der Chordascheide.

Die Chordascheide wird in ziemlich regelmässiger Folge[1] von paarweise gestellten quergerichteten Schlitzen durchbohrt. Diese Oeffnungen (vergl. Fig. 1 und 5) haben trichterförmige Gestalt und richten ihre breite Basis nach dem Centrum der Chorda. Der Durchmesser beträgt hier etwa 0,016 Mm., an der Spitze 0,006. Auf Längsschnitten erscheinen sie Fig. 5, als Canäle mit erweiterten Mündungen. Diese Schlitze werden von Ausläufern der Zellen des Müller'schen Gewebes durchzogen, welche, wie ich mehrfach deutlich gesehen zu haben glaube, mit den das Nervensystem radial durchziehenden Bindegewebsfasern in Zusammenhang stehen. Andrerseits erstrecken sich auch die oberen hier zahnförmig ausgezogenen Ecken der Chordaplatten (cf. Fig. 6) in die Schlitze hinein. Auch diese merkwürdigen Organe hat W. Müller entdeckt. Er erklärt sie für hohle Spalten, welche zur Ernährung der Chorda dienen. Stieda bestreitet dies und hält sie für »Stellen, an welchen das Gewebe anders beschaffen sei, als der übrige Theil der Scheide«. Damit steht seine eigene Beschreibung kaum in Einklang. Er erklärt selbst, dass Faserzellen die Scheide durchsetzen, welche sich als kernhaltig erweisen und denen des dorsalen Abschnittes der Chorda gleichen. Alles das kann ich bestätigen, aber aus ebendem Grunde schon allein würde ich sie für Oeffnungen erklären. Dass sie das in der That sind kann man leicht beweisen. Man präparire den Theil der Chordascheide, welcher diese Schlitze enthält heraus, was sehr leicht geht, und betrachte den Streifen von der Fläche aus. Man sieht scharf contourirte Ränder, und wenn die Fasern des Müller'schen Gewebes sich erhalten haben, was nicht selten geschieht, die Durchschnitte derselben als feine Puncte in der Oeffnung liegen. Auch Längsschnitte, wie der auf Fig. 5 dargestellte, beweisen dies. Man sieht hier, dass vom Nervensystem aus ein der Oeffnung entsprechender Kegel (Trichter) herabragt. Durch die nothwendig eintretende Zerrung bei der Schnittführung ist der Zusammenhang gelöst, aber der scharfe Bruch und die Erhaltung einiger Bindegewebsfasern lassen keinen Zweifel über das wirkliche Verhältniss.

Man wird hiernach einsehen, dass ich Kossmann's Behauptung, wonach diese Organe keine Oeffnungen, sondern Fortsätze der Chordaplatten seien, welche brückenartig das Müller'sche Gewebe umfassen, entgegentreten muss. Seine Fig. 4 beweist, wie ich schon früher

[1] Auf jedes Segment kommen 8—9 Paare.

hervorgehoben habe, nichts. Wären solche Brücken wirklich vorhanden, so müsste jeder Längsschnitt dieselben in grosser Zahl zeigen. Das ist aber nicht der Fall. Verläuft der Schnitt ziemlich genau in der Mediane, so sieht man gar nichts von den Schlitzen. Das wird nur unter sehr günstigen Verhältnissen einmal geschehen, da die Schnitte wohl stets etwas schräg fallen. Aber auch diese können über das wirkliche Verhältniss Aufschluss geben. Die Schnittebene trifft vielleicht nur ein Paar Schlitze der einen Seite, verläuft dann eine ganze Strecke in dem mittleren Theil der Chordascheide, um früher oder später wiederum eine Anzahl Schlitze auf der andern Seite zu treffen. Heben und Senken des Tubus gibt nun leicht darüber Aufschluss, dass wir es nur zum Theil mit wirklich durchschnittenen Oeffnungen zu thun haben, während in der Mehrzahl der Fälle nur die Basis der Schlitze getroffen ist. Es ist dies um so häufiger der Fall, als die Schlitze nicht senkrecht stehen, sondern schräg, dem Radius der Chordascheide entsprechend. Ein solches Bild ist das von Kossmann gegebene, und ich habe in Fig. 7 das Resultat einer allerdings sehr schrägen Schnittführung dargestellt. Nur ein Trichter ist voll getroffen, die übrigen sind nur angeschnitten. Was endlich Kossmann's Fig. 3 betrifft, einen horizontalen Längsschnitt, so sind seine hier mit *ch* bezeichneten Chordazellen eben jene Faserzellen des Müller'schen Gewebes. Kossmann selbst zeichnet den Kern derselben, wenn ich anders das Bild recht verstehe, nicht in dem Maschenraum, noch an die Wand der Masche gedrängt, wie es bei typischen Chordazellen zu sein pflegt, sondern in den Ecken des Maschenwerks selbst gelegen. Kurz, was er für grossblasige Zellen erklärt, sind die Lückenräume zwischen den Fasern eines reticulären Gewebes.

Die Chordascheide besteht aus zwei Schichten, einer inneren und einer äusseren. Die innere umzieht die Chorda in gleichbleibender Dicke, die äussere variirt in ihrer Stärke. Letztere trägt in der Medianlinie auf der Dorsalseite, wie auf der Bauchseite einen Längswulst, der also in die Rückenhöhle resp. in die Bauchhöhle einspringt. Die innere zeigt concentrische Streifung, die äussere parallele Längsstreifung. Die Behandlung mit Kali aceticum lässt auf Längsschnitten die innere Scheide senkrecht gestreift, die äussere längsstreifig erscheinen. Ich halte die erstere Erscheinung für den Ausdruck von Porencanälen. Nach aussen hin ist die äussere Chordascheide von einem Endothel bekleidet, welches ihr überall folgt. Nur sie geht durch Aussendung dorsaler und ventraler Fort-

sätze in die Bildung der Neurapophysen und Haemapophysen ein. Kerne habe ich weder in der einen, noch in der anderen entdecken können. Vielleicht ist die innere Scheide als cuticuläre aufzufassen, und in Beziehung zu setzen mit dem inneren endothelartigen Belag, der wahrscheinlicherweise als Chordaepithel zu deuten ist.

Was nun die Bedeutung dieser so verschiedenen in der Chorda des Amphioxus auftretenden Gewebe angeht, so muss die Entscheidung darüber aufgespart werden, bis wir die Entwicklung dieses Organes, das sich sonach complicirter erweist, als die Chorda aller übrigen Wirbelthiere, genauer kennen. KOWALEWSKY's Angaben sind zu oberflächlich, um in dieser Frage etwas zu entscheiden. Er sagt (l. c. pag. 8): Die Chorda dorsalis besteht aus deutlicher Chordascheide und aus einer centralen Partie, aus homogener Substanz und in derselben sich bildenden stark lichtbrechenden unregelmässigen Körpern. Diese Körperchen bestanden anfänglich aus sehr kleinen stark lichtbrechenden Körnchen, welche allmählich zu jener Form auswachsen. Zugleich aber erscheinen in der homogenen Substanz neue ähnliche Körper, welche sich anfangs ganz in der Nähe der Scheide bilden, dann allmälig auswachsen und sich zwischen die schon vorhandenen einschieben. Auf der entgegengesetzten Seite der Chorda geht derselbe Process vor sich, und die entgegenwachsenden Substanzen verschmelzen. So entstehe die Reihe von Plättchen, welche die Chorda bilden. Diese seien demnach keine Zellen, und die Chorda bestehe somit aus einer Scheide und aus der letzten ausgeschiedenen Substanz.

Ich gestehe, dass diese Beschreibung nicht im Stande ist, mir ein deutliches Bild der Entwicklung der Chordaplatten, namentlich in ihrer Beziehung zu den ursprünglichen Chordazellen, zu geben. Auch glaube ich nicht, dass die angefügte Vergleichung der Chordaentwicklung bei Amphioxus und den Ascidien zum Verständniss wesentlich beiträgt. KOWALEWSKY fährt fort: In ähnlicher Weise wie beim Amphioxus, bildet sich die erste Anlage der Chorda der Ascidien als eine einfache Reihe von Zellen. Zwischen denselben lagert sich eine festere Substanz ab, welche die centralen Partien aller Zellen verdrängt und endlich zusammenschmilzt, eine feste Achse bildend, welche nur darin von der Chorda dorsalis des Amphioxus abweicht, dass sie bei dem letzteren aus einer Reihe von mit einander nicht zusammengeschmolzenen Plättchen, bei Ascidien aber aus zusammengeschmolzenen besteht.

Die Ansicht, die ich mir aus diesen Angaben, sowie den bei-

gegebenen Abbildungen[1]) ableiten zu müssen glaube, ist folgende: Die ursprünglichen in einer einzigen Reihe perlschnurförmig aneinanderliegenden Chordazellen scheiden auf ihrer Oberfläche eine Intercellularmasse ab. Diese Ausscheidung beginnt unregelmässig (ringförmig?) in der Nähe der Chordascheide. Schliesslich stossen aber die ausgeschiedenen Massen in der Mitte zusammen. Das Resultat dieses Processes ist also die Herstellung platter diskusförmiger Zellen, auf deren beiden Wänden eine jetzt gleichmässig dicke Masse von stark lichtbrechender Substanz abgelagert ist. Da nun die abgeschiedenen Massen aufeinanderfolgender Zellen nicht mit einander verschmelzen sollen, so erhielten wir in der Chorda des Amphioxus eine grosse Zahl von aufeinanderfolgenden, senkrechten, durch einen Zwischenraum getrennten Scheiben. Diese Zwischenräume würden eine ganz verschiedene Bedeutung haben und alternirend aufeinander folgen.

Die einen (der 1ste, 3te, 5te, 7te) würden den Rest des Protoplasma der Chordazelle nebst Kern enthalten, die anderen (der 2te, 4te, 6te etc.) würden einen secundär entstandenen in letzter Instanz der Leibeshöhle zuzurechnenden Hohlraum darstellen. Letzterer Raum würde sich nun durch das Wachsthum des Thieres mehr und mehr vergrössern, ersterer durch fortdauernde Ausscheidung fester Masse auf Kosten des Protoplasma mehr und mehr verkleinern, ja vielleicht ganz oder zum grössten Theil schwinden, indem sich die Zellwände zugleich aneinanderlegen. Die beschriebenen Kerne nebst Protoplasmahof dürften nun vielleicht als solche Reste des ursprünglichen Zellinhaltes zu deuten und mit den auf pag. 95 beschriebenen, in den Chordascheiben liegenden Spalten in Beziehung zu setzen sein[2]). Ich bemerke ausdrücklich, dass diese Deutung nur ein Versuch ist, faute de mieux, den ich mich freuen würde corrigirt zu sehen. Ich gestehe zu, dass sich manches dagegen sagen lässt, doch scheint er mir wenigstens den Vorzug zu haben, dass er in nicht allzugezwungener Weise die definitive Bildung der Chorda aus der Entwicklungsgeschichte erklärt. Kowalewsky gibt zwar, wie oben gesagt, an, dass die lichtbrechende Substanz von der Chorda-

[1]) An der Richtigkeit der von Kowalewsky gegebenen Figuren zweifle ich um so weniger, als Prof. Meissner's Originalzeichnungen dieselben Bilder zeigen.

[2]) Die mehrfach fälschlich Goodsir untergeschobene Ansicht, dass die Chordascheiben riesige Zellen seien, würde hierdurch wieder aufgenommen sein.

scheide abgesondert werde, doch stimmen hiermit weder seine eigenen Figuren, noch die Thatsache, dass dieselbe nie an der Chordascheide selbst auftritt, sondern in einiger Entfernung von ihr. Und wie sollte denn dieser Vorgang mit der Bildung der Chorda bei den Ascidien vereinigt werden können, wo die Ausscheidung sicher nicht von der Chordascheide aus, sondern zwischen den Chordazellen erfolgt?

Lässt man diese Erklärung gelten, so würde man natürlich das Müller'sche Gewebe als secundäre Bildung aufzufassen haben. Stammt es vielleicht von der endothelartigen Auskleidung der innern Wand der Chordascheide ab, welche auch Kowalewsky (l. c. Taf. II Fig. 29 *k*) zeichnet? oder ist es durch die Schlitze der Chordascheide eingewandert? Wie dem auch sei, es ist jedenfalls ein reticuläres Gewebe, in dessen Maschenräumen Lymphe fliesst. W. Müller's Ansicht von der Bedeutung der Schlitze der Chordascheide als Ernährungsorgan der Chorda würde dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Der sog. Mundknorpel hat in seinem histologischen Bau soviel Aehnlichkeit mit der Chorda, dass man ihn jenem Organe nothwendig anschliessen muss. Quatrefages war es, der zuerst hierauf hinwies, und Stieda hat es bestätigt.

Der Mundring ist vollkommen symmetrisch gebaut. Er besteht jederseits aus etwa ein Dutzend (die Zahl ist variabel) kurzen Gliedern, welche von hinten nach vorn allmälig an Stärke abnehmen. An ihrem vorderen Ende tragen sie einen Seitenzweig, den Cirrusstab. Man kann die Form des Organes am besten mit den antennae pectinatae vieler Coleopteren vergleichen.

Auf Querschnitten durch die Mundhöhle findet man, dass der Mundring in dem stark verdickten Saum der Lippen liegt (cf. Stieda. Taf. I Fig. 2, sowie meine Fig. 8 u. 10 auf Taf. V). Man erkennt hier den kreisrunden Querschnitt desselben in einer Höhle liegen, mit deren Wand er durch einen Strang glashellen Gewebes verbunden ist (Fig. 8 sch_1). In diesem Hohlraum liegt die sowohl die Lippen als die Cirren bewegende Muskulatur, und zwar erstere in dem grossen äusseren, letztere in dem kleinen inneren Raum. Der von mir gegebene Querschnitt hat den Ring nahe der Basis eines Gliedes getroffen, so dass der Cirrus des vorhergehenden (c) und der des zweitvorhergehenden (c_1) mit auf demselben erscheinen.

Wie bei der Chorda der Fall ist, so können wir auch hier zwischen Hülle und Inhalt unterscheiden. Wie dort ist auch hier die

Hülle zweischichtig. Wie dort finden wir den Inhalt aus Querplatten P_1 zusammengesetzt, und auf dem Querschnitte bemerken wir gleichfalls eine zarte Querstreifung. Aber die Uebereinstimmung geht noch weiter. Auf feinen Schnitten erkennt man unter Anwendung starker Vergrösserungen in den Platten deutliche Kerne, und an der Innenwand der Scheide tritt, allerdings minder deutlich ein endothelartiger Beleg auf. Die innere Scheide zeigt concentrische Streifung, die äussere ist an ihrer Aussenwand mit Endothel bekleidet.

Auf dem Querschnitt der Cirren wiederholen sich im kleineren Massstabe dieselben Verhältnisse (Fig. 9). Der stützende Stab zerfällt in die zweischichtige Scheide und den Inhalt, der gleichfalls aus Scheiben besteht. Doch habe ich hier keine Kerne finden können, ebensowenig eine endothelartige Auskleidung der inneren Scheidenwand. Die äussere Scheide zeigt hier ein besonderes Verhalten. Sie umschliesst durch zwei dachförmig convergirende Fortsätze eine Höhle (y), deren Innenwand mit spindelförmigen Kernen bekleidet ist, und deren Lumen einen gekörnten Inhalt, vermuthlich die Querschnitte zarter kernhaltiger Fasern birgt. Die äussere Umgebung der Scheide bildet das theils ein-, theils mehrschichtige (?) Cylinderepithel.

Nach dieser Auseinandersetzung ist es klar, dass Inhalt, innere und äussere Scheide des Mundringes und der Chorda einander entsprechen; ja, zwischen den äusseren Scheiden beider Organe besteht sogar ein directer Zusammenhang. Die Platte Fig. 8 sch_1, welche, wie oben erwähnt, den Mundring mit der Wand der die Lippenmuskulatur einschliessenden Höhle verbindet, ist nur ein Fortsatz der äusseren Scheide. Diese stösst hier auf das sog. Unterhautgewebe (U) und verläuft nun, sich zwischen dieses und die das Mundhöhlenepithel tragende Bindegewebsplatte einschiebend, die ganze Mundwand hinauf (vergl. Taf. V Fig. 10). Wo die Rumpfmuskeln beginnen, geht sie continuirlich in die ventralen Fortsätze (Haemapophysen) der äusseren Chordascheide über.

Auf den Bau der Kiemenstäbchen werde ich bei der Beschreibung des Kiemenkorbes näher eingehen.

Die **Muskulatur** des Amphioxus zerfällt in Längsmuskeln des Stammes und Quermuskeln des Bauches, ferner in die Muskulatur des Mundringes und der Cirri, sowie des sog. gefransten Ringes und des Afters.

Die Ligamenta intermuscularia machen sich schon äusserlich

leicht bemerkbar. Sie sind Fortsetzungen der äusseren Chordascheide, von der sie sich in nichts unterscheiden. Ihre Lagerung ist jedoch bei Amphioxus anders, als bei den übrigen Fischen. Während sie dort dütenförmig in einander eingeschoben sind, stehen sie hier, unter einem spitzen nach hinten offenen Winkel gegen einander geneigt, senkrecht auf der Längsachse des Thieres, ein Verhältniss, welches zuerst GRENACHER [1]) betonte. Die so gebildeten Myocommata werden demnach nach innen durch die Chordascheide resp. die von dieser ausstrahlenden apophysenartigen dorsalen oder ventralen Platten begrenzt (vergl. Fig. 22 Taf. VI), nach aussen durch eine directe Fortsetzung [2]) der Ligamenta intermuscularia. Die Wand der Myocommata wird also allseitig durch dasselbe Gewebe gebildet, ein Gewebe, das stark lichtbrechend ist, bei der Behandlung mit Kali aceticum eine sehr zarte Streifung zeigt, und nirgends mehr geformte Elemente in Gestalt von Zellen oder Kernen erkennen lässt.

Die Innenwand der Räume ist überall mit Endothel bekleidet.

Der gesammte muskulöse Inhalt zerfällt in eine grosse Zahl platter, bandartiger Streifen, die ihrerseits wiederum aus vielen einzelnen deutlich quergestreiften Fibrillen bestehen. Kerne, welche unter allen Autoren einzig von STIEDA beschrieben werden, habe ich nur im Sphincter ani gefunden [3]). Auf feinere Details glaube ich nicht eingehen zu sollen, da mir die Vergleichung der Bilder mit dem frischen Gewebe nicht möglich ist.

Die Bauchmuskulatur (*Bm*) erstreckt sich vom Beginn des Kiemenkorbes an bis an den Porus, nicht aber, wie STIEDA sagt, bis an den After. STIEDA hat sich vermuthlich durch den Sphincter ani täuschen lassen. Sie besteht, wie ich mit diesem Autor gegen GOODSIR, RATHKE, J. MÜLLER und QUATREFAGES hervorheben muss, nur aus Querfasern. Eine in der Mitte der Bauchwand entlanglaufende Nath, die Raphe (Taf. VI Fig. 22 *R*), trennt die Muskulatur in zwei platte Bänder, die sich mit ihrem seitlichen Rand an der Körperwand befestigen, und zwar in einer Linie, die durch die untere Grenze der Stammmuskulatur markirt wird. Nur am Porus steigt die letztere unter die Ansatzlinie der Bauchmuskulatur (Taf. VI Fig. 17) herab.

Die Querausdehnung des Bauchmuskels ist hiernach eine ver-

---

[1]) Muskulatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wiss. Zool. XVII. 1867. pag. 577.

[2]) STIEDA (l. c. p. 16) bezeichnet diese als Fascia muscularis externa.

[3]) Die Existenz derselben wird durch LANGERHANS ausser Frage gestellt.

schiedene. Sie ist verhältnissmässig am grössten im vorderen Abschnitt des Körpers, wo sie zugleich einen stark nach aussen convexen Bogen bildet, am geringsten in der Nähe des Porus. Aber auch die Dichtigkeit des Muskels ist eine verschiedene, indem die Fibrillen nicht überall gleich eng aneinander liegen. Am straffsten und dichtesten ist derselbe im Bereich des mittleren Körperabschnittes, weiter nach vorn, noch viel entschiedener aber in der Nähe des Porus, heben sich die Fibrillen von einander ab, und stellen dann, ebenso wie in der Poruspapille selbst, ein lockeres Geflecht dar. In gleicher Weise macht sich auch eine Differenzirung in der Querrichtung des Körpers, der Längsrichtung der Fasern geltend, am deutlichsten ebenfalls in der Gegend des Porus. Die seitlichen Köpfe sind straff gespannt, am inneren Rande der durch diese überbrückten sog. Seitencanäle aber lösen sich die Fibrillen auf und vertheilen sich mehr oder weniger deutlich in zwei aufeinanderliegende lockere Bündel, welche zuweilen übers Kreuz mit Durchbrechung der Raphe in einander übergehen. Goodsir, J. Müller, Rathke, Quatrefages und Reichert[1]) geben an, dass die Bauchmuskulatur nicht quergestreift sei; sie werden hierin durch Marcusen, Grenacher und Stieda berichtigt. In der That sind die Fibrillen dieser Muskeln viel zarter, als die der Stammmuskeln, und namentlich dort, wo sie locker liegen, selbst bei Anwendung starker Vergrösserungen nicht immer sofort als quergestreift nachzuweisen. Wo die Fibrillen gespannt sind, gelingt dies auf den ersten Blick.

Die Muskeln des Mundringes und der Cirri liegen in den diese Organe umgebenden Höhlen, die schon oben erwähnt sind (cf. Fig. 8 und 10 Taf. V).

Stieda hat sie nicht finden können, da sie auf Querschnitten leicht herausfallen. Erstere, in dem grösseren äusseren Hohlraum gelegen, begleiten den Mundring in ganzer Länge, während letztere an die einzelnen Glieder des Mundringes geheftet, divergirend an die Basis des entsprechenden Cirrus treten. Sie sind quergestreift, ebenso wie der Muskel des gefransten Ringes, dessen Form bei Betrachtung der Mundhöhle näher beschrieben werden wird.

Wilh. Müller[2] erwähnt zarte Muskeln, welche die ventralen Enden der Kiemenstäbchen verbinden sollen; ich habe dort keine

---

[1]) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1870 pag. 755.

[2] Die Hypobranchialrinne etc. des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift f. Med. und Naturw. VII. 1873. pag. 329.

gefunden, wie ich auch am ganzen Darmtractus nicht einer einzigen Muskelfaser begegnet bin. Ebensowenig habe ich an den Kiemenleisten Muskeln finden können, welche im Stande wären den Kiemenapparat zu bewegen. Weder J. Müller, welcher solche Bewegungen am lebenden Thiere gesehen hat, noch Quatrefages, der hierauf recurrirt, sprechen mehr als eine Vermuthung über die Existenz solcher Muskeln aus, doch lässt sich an ihrem Vorhandensein nicht zweifeln. Sie müssen eben äusserst zart sein. Nur am vordersten Ende des Kiemenkorbes, dort wo die Kiemenhöhle paarig ist, fand ich unter der Bauchrinne, cf. Fig. 14. eine dünne Schicht zarter Muskeln[1]). — Es scheint mir hier der richtige Ort die Beschreibung des Porus und der Poruspapille einzufügen, welche noch nirgends eingehendere Berücksichtigung erfahren haben. Der einzige J. Müller gibt an, dass die Papille zweilippig sei. und muskulöse Wandungen zu haben scheine.

Der Porus liegt etwa zwei Fünftel der Gesammtlänge des Thieres von der Schwanzspitze entfernt, an der Spitze einer Papille, die in Form einer Halbkugel oder eines Kegels zwischen den verstreichenden Seitenfalten hervorragt. Die Wandungen der Papille sind muskulös und sehr veränderlich, wodurch die Formverschiedenheiten, die man bei den einzelnen Individuen bemerkt, welche allerdings niemals sehr erheblich sind, erklärt werden.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Längsschnittes, welcher mir am geeignetsten scheint die Form des Organes zu erklären (Taf. VI Fig. 19); er ist genau durch die Oeffnung der Papille, den Porus (*P*) geführt.

Man erkennt an diesem Bilde, dass die Papille durch eine kegelförmige, an der Spitze durchbohrte Aufwulstung der Bauchmuskulatur (*Bm*) gebildet wird. Diese letztere zeigt überall die schon oben beschriebene Auflockerung ihrer Fasern, welche natürlich querdurchschnitten sind.

Während die vordere Wand der Papille keine besonderen Eigenthümlichkeiten zur Schau trägt, zeigt die hintere muskulöse lappenförmige Verdickungen (*Lp*), welche in das Lumen der Papille einspringen.

Das Kiemenhöhlenepithel (E_2), das nach innen und oben die Muskulatur bedeckt und die Innenwand der Papille auskleidet, geht in

[1]) Langerhans gelang es sowohl hier, als an vielen anderen Stellen des Kiemendarmes Muskeln zu finden.

der Oeffnung (*P*, direct in das Epithel der Haut über, von welchem es sich weder durch Höhe, denn letzteres ist hier auffallend niedrig, noch sonst irgendwie unterscheidet. Nur vor der Papille und auch noch theilweise an deren vorderer Wand zeigt es eine bemerkenswerthe Modification. Es ist hier in hochcylindrische Form umgewandelt (*N*) und zu Organen umgebildet, die als Nieren gedeutet und später ihre genaue Beschreibung finden werden.

Die Querschnitte Fig. 17 u. 18 werden etwaige Lücken in der Vorstellung leicht ausfüllen. Ersterer zeigt einen in der Linie α—α geführten Schnitt, der also noch die Vorderwand der Papille getroffen hat. Die sog. Nieren haben eine auffallend mächtige Ausdehnung, wie man es einzig bei völlig geschlechtsreifen Thieren, deren Inneres von Geschlechtsproducten vollgepfropft ist, findet. Sie ragen noch in das Lumen der Papille herab. In der Medianlinie erkennt man die Raphe (*R*). Fig. 18 ist ein in der Richtung β—β geführter Querschnitt. An der hier wieder in Form einer Brücke erscheinenden Quermuskulatur hängt ein muskulöser Ring, in den von oben her zwei Lappen hineinragen. Der Ring ist der Querschnitt der Papillenwand: die Lappen (*Lp*) füllen fast das Lumen aus. Es geht aus diesem Bilde hervor, dass das in Fig. 19 mit *Lp* bezeichnete lippenförmig herabhängende Organ nur die gemeinschaftliche Basis jener paarigen Lappen repräsentirt. Es muss noch besonders hervorgehoben werden, dass die Raphe verschwunden ist.

Die Bauchmuskulatur des Amphioxus darf nicht in Homologie gestellt werden mit der Bauchmuskulatur der übrigen Wirbelthiere. Wir werden später sehen, dass sie ein specifisch entwickeltes, nur diesem einen Thiere zukommendes Organ ist.

Ueber die Function des Bauchmuskels und des Porus haben uns die Beobachtungen derjenigen Autoren aufgeklärt, welche das Glück gehabt haben, die Thierchen lebendig untersuchen zu können.

Durch die Contractionen desselben werden das Athmungswasser und die Geschlechtsproducte, sowohl Samen als Eier, durch den Porus, dessen Wandungen sich an den rhythmischen Bewegungen betheiligen, entleert.

Der Sphincter ani wird bei Behandlung des Darmes beschrieben werden.

Was das **Nervensystem** [1]) betrifft, so haben meine Untersuchungen

---

[1]) LANGERHANS' Untersuchungen liefern uns gerade hierüber sehr dankenswerthe Details.

dem schon Bekannten nichts wesentlich Neues hinzuzufügen vermocht. Ich kann mich im Allgemeinen darauf beschränken die Angaben Stieda's zu bestätigen. Leider ist es mir nicht gelungen in der von Owsjannikow[1]) angegebenen Weise das Nervensystem zu isoliren. Ich war daher genöthigt mich auf das Studiren von Schnitten zu beschränken. Wenn diese nun auch für die Untersuchung der feineren Details ausreichen, so vermögen sie doch über manche gröbere Fragen keinen hinreichenden Aufschluss zu geben. Endlich dürfte auch zur Erforschung der zartesten histiologischen Verhältnisse die Zuziehung frischen Materials erforderlich sein. So muss ich die Frage offen lassen, ob die bekanntlich abwechselnd an der Dorsal- und Ventralseite vom Rückenmark entspringenden Spinalnerven durch eine Commissur nahe ihrer Basis verbunden sind. Man kann sich, wie auch Stieda angibt, leicht davon überzeugen, dass der obere einen starken nach unten ziehenden Zweig abgibt, aber niemals ist es mir gelungen die Identität dieses mit jenem nachzuweisen, welcher von dem ventralen Spinalnerv nach oben abgeht. Ich habe überhaupt dem ventralen Stamme niemals weit folgen können. Er verschwand spurlos in der Muskulatur. Anders der dorsale Spinalnerv. Nachdem derselbe nahe seiner Basis den nach unten ziehenden Ast abgegeben hat, setzt er sich unverzweigt bis in die Haut fort. Hier (Taf. VI Fig. 22) theilt er sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Ersterer (n erstreckt sich bis an die Rückenflosse, letzterer (n_1 verläuft in derselben Weise herab bis in die Seitenfalten. Beim Eintritt in dieselben theilt er sich in zwei Aeste, deren einer (n_2) an der Aussenwand der Seitenfalte hinzieht; der andere durchläuft die Seitenfalte in querer Richtung, um in die Bauchmuskulatur überzutreten, in der er sich nicht weiter verfolgen liess. Zuvor jedoch gibt er noch einen Zweig ab n_3, welcher, n_2 parallel, an der innern Wand der Seitenfalte verläuft. Was die feinere Verzweigung betrifft, so kann man dieselbe oft bis direct an das Epithel verfolgen. Der Hauptast (Taf. VI Fig. 25 n_2 gibt unter ziemlich rechtem Winkel kurze Seitenzweige ab, die selbst wieder in Theilung übergehen, oder sich mit ihren Nachbarn verbinden können. Beim Eintritt in die Cutis c verliert der Nerv seine deutliche Contour, und ist von nun an nur noch als stark lichtbrechender Streif zu erkennen. Als solcher lässt er sich bis an die Basis der Epithel-

[1]) Owsjannikow. Ueber das Centralnervensystem des Amph. Mélanges Biologiques. VI. pag. 427.

zellen verfolgen. Die Cutis zeigt an jenen Stellen, wo ein Nerv sie durchbohrt, eine feine rissartige Streifung.

Die von LEUCKART und PAGENSTECHER [1]) entdeckten, in den Winkel, den die auseinanderweichenden Endzweige bilden, eingeschobenen Ganglienzellen, habe ich am Kopftheil des Thieres mehrfach gesehen, mir jedoch kein sicheres Urtheil über diese Organe bilden können.

Die Hohlräume, in welchen die Nerven verlaufen, werden von einer zarten Hülle ausgekleidet, welche spindelförmige mit Carmin sich leicht färbende Kerne zeigt.

Die **Sinnesorgane,** das sog. Auge und die Geruchsgrube, habe ich keiner näheren Untersuchung unterworfen, da ich glaube, dass sich entscheidende und sichere Resultate nur durch die Beobachtung des lebenden Thieres und die Behandlung der frischen Organe erreichen lassen.

Die **Haut** des Amphioxus scheint besonders eingehender Untersuchung werth, da sie einen gänzlich anderen Bau zeigt, als die aller übrigen Wirbelthiere. Ich nehme mit STIEDA drei Lagen an: Die Epidermis, die Cutis und das Unterhautgewebe.

Ueber das einschichtige Cylinderepithel, welches die Epidermis zusammensetzt, ist nur wenig zu bemerken. Es besteht aus prismatischen Cylinderzellen mit porösem breitem Cuticularsaum und deutlichem an der Basis liegendem Kern. Ihre Höhe ist nicht überall dieselbe. Sie ist viel bedeutender auf dem Rücken und an den Flanken des Thieres, als auf dem Bauche zwischen den Seitenfalten. Hier haben sie oft nur eine Höhe von 0,008, ja, auf der Poruspapille erhalten sie kubische Gestalt, d. h. eine Höhe von etwa 0,005 und weniger.

Die unter dem Epithel folgende Hautschicht, die Cutis, ist überall von ziemlich gleicher Dicke. Sie ist sehr stark lichtbrechend

---

[1]) Archiv für Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1858 pag. 558.

und zeigt zarte concentrische Streifung. Sie setzt sich stets scharf von dem unter ihr liegenden Gewebe ab, und zeigt nie Kerne. Dieses, das Unterhautgewebe STIEDA's, zeigt viele sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Es erlangt an manchen Stellen des Körpers eine bedeutende Mächtigkeit, besonders in der äusseren Wand der sog. Seitenfalten.

Das Gewebe weist überall den gleichen mikroskopischen Bau auf. Es besteht aus einer sehr stark das Licht brechenden homogenen Substanz (Taf. VI. Fig. 25 *U*), welche in der Querrichtung durch äusserst feine geschlängelte Fasern durchzogen ist. Vermuthlich ist diese Schlängelung eine durch die Contraction des elastischen Gewebes bei der Erhärtung hervorgerufene Erscheinung; F. E. SCHULZE stellt dieselbe Vermuthung auf bei Betrachtung der elastischen Fasern, welche die Gallertschicht der Glocke der Sarsia tubulosa[1]) durchziehen. Die Aehnlichkeit dieses Gewebes mit jenem, sowie besonders mit dem Fasergewebe der Lucernarien, ist übrigens sehr frappant.

Ich habe schon oben beschrieben, dass das Unterhautgewebe von den an das Epithel tretenden Nerven reichlich durchsetzt wird. Es wird jedoch noch von einem anderen System von Hohlräumen durchzogen, welches mit jenen nicht verwechselt werden darf.

Weder J. MÜLLER, welcher es zuerst gesehen zu haben scheint, noch MARCUSEN, der es dem Blutgefässsystem zurechnet, noch QUATREFAGES und REICHERT geben eine zutreffende Beschreibung davon.

STIEDA glaubt, dass die besagten Canäle mit den Hohlräumen der Flossen in Zusammenhang ständen, während er ihre Communication mit dem Gefässsystem leugnet. In letzterer Annahme stimme ich ihm vollkommen bei[2]), während ich die erstere in Frage stellen muss. Es ist mir niemals gelungen eine solche Verbindung nachzuweisen. Die Untersuchung lebender Thiere muss auch in dieser Beziehung abgewartet werden.

Das System der Unterhautcanäle findet sich besonders reich entwickelt in der Seitenwand des Mundes, in der Aussenwand der Seitencanäle und in der Kopf- und Schwanzflosse. Sie verlaufen, sich allmälig verengernd, schräg von vorn nach hinten, bilden mannigfache Anastomosen und zeigen an solchen Stellen nicht unbedeutende Erweiterungen ihres Lumens. Taf. VI Fig. 25 zeigt einen Querschnitt

[1]) Syncoryne Sarsii und Sarsia tubulosa. Leipzig 1873.

[2]) ebenso auch LANGERHANS.

durch die Seitenwand des Seitencanales. Neben dem Nerv (n_2) verläuft ein geschlängelter Hohlraum, der oben durchschnitten ist (h_2). In der Mitte findet sich ein kleineres durch die Schnittführung geöffnetes Lumen, der Querschnitt eines Seitenzweiges des Canals. Die Wandung desselben zeigt sich ausgekleidet durch eine feine Hülle, welcher spindelförmige in das Lumen einspringende Kerne eingelagert sind. Ich habe niemals wie STIEDA im Inneren des Canals Gerinnsel gefunden.

Hohlräume von bedeutenderem Querschnitt, aber in ihrem sonstigen Aussehn mit den eben beschriebenen völlig übereinstimmend fand ich in einem Gewebe, welches mit dem Unterhautgewebe grosse Aehnlichkeit hat. Sehr oft, ja meistens findet man, dass die Seitenplatten der äusseren Chordascheide, welche das Nervensystem umfassen, sich nach kurzem Verlaufe in zwei Blätter theilen, von denen das innere Paar bogenförmig in einander übergehend das Nervenrohr umfasst, das äussere jedoch dachförmig gegeneinander sich neigt (Taf. VI Fig. 22 und Taf. VI Fig. 26 sch_1), und so ein Gewebe umschliesst, welches zum grössten Theil aus structurloser, gallertiger Masse besteht, sich jedoch durch die Anwesenheit elastischer Fasern (Fig. 26) gleichfalls als ein elastisches Gewebe documentirt. Der Hohlraum (h) ähnelt vollkommen jenem Canalsystem. Ob er blindgeschlossen ist, oder mit anderen Höhlen communicirt, weiss ich nicht zu sagen. Sein plötzliches Auftreten, sowie sein ebenso schnelles Verschwinden, lässt mich letzteres nicht vermuthen. Auch seine Bedeutung ist mir räthselhaft.

Die Seitencanäle haben von jeher die Aufmerksamkeit der Beobachter gefesselt, und man hat ihnen eine Wichtigkeit und Bedeutung zugeschrieben, die ihnen meiner Ueberzeugung nach gar nicht zukommt. Der Entdecker derselben, RATHKE, beschreibt, dass sie durch eine schlitzförmige Oeffnung jederseits der Mundhöhle mit letzterer communiciren. J. MÜLLER bestätigt diese Angabe, die bis in die neueste Zeit allgemein für richtig gehalten wurde. HAECKEL [1]) suchte in ihnen das Rudiment einer verloren gegangenen Urniere, ein Homologon des Schleifencanales der Würmer, und vermuthet, dass sie die Geschlechtsproducte nach aussen leiten. STIEDA [2]) leugnet die Mündungen in der Mundhöhle und beschreibt die Canäle als

[1]) Gastraea-Theorie und Anthropogenie pag. 305 u. 321.
[2]) l. c. pag. 21.

blindgeschlossen. Huxley [1]) endlich hält sie für Artefakte, Bert leugnet ihre Existenz. Die Seitencanäle des Amphioxus liegen in den sogen. Seitenfalten, welche die flache Bauchwand gegen die Flanken des Thieres absetzen. Diese Seitenfalten erheben sich direct hinter dem Mund, und erlangen etwa in der Mitte des Körpers ihre grösste Ausbildung; weiter nach hinten werden sie niedriger und schwinden hinter dem Porus bei gleichzeitigem Auftreten der Afterflosse, die sich continuirlich in die Schwanzflosse fortsetzt. Der Seitencanal (*Sc*), dessen Querschnitt im Allgemeinen dreieckig ist, begleitet die Seitenfalten nur genau bis zum Porus. (Die Figuren 17, 18 und 22 Taf. VI werden das Verhältniss am besten illustriren.) Er wird nach aussen begrenzt durch die in Folge der Ausbildung des elastischen Unterhautgewebes stark verdickte seitliche Wand der Falte, nach innen durch die dünne mediale Wand derselben, nach oben durch einen schnell verschmälerten platten Streifen des Unterhautgewebes (cf. Fig. 16 *a*, *b* u. 22), welcher der queren Bauchmuskulatur eng anliegt, bei der Schnittführung meistens abreisst, und wohl um so leichter bisher übersehen werden konnte, als er sich in dem den Canal ausfüllenden Gerinnsel verbirgt. Seine Innenwand ist überall mit einem zarten Endothel bekleidet. Die Ausdehnung des Lumen ist nicht immer gleich gross. Sie hängt einerseits ab von der Zerrung durch die Schnittführung, andrerseits und zwar vornehmlich von dem Alter des Individuums. Sind die Geschlechtsproducte voll entwickelt, so gleichen sich nicht nur die Bauchfalten fast aus, sondern es verengt sich auch der Seitencanal. Bis zum Porus hat derselbe die in Fig. 22 dargestellte Gestalt. Hier aber beginnt die Innenwand der Seitenfalte von der Spitze an sich der Aussenwand anzulegen und den Hohlraum dadurch von unten her zu verkleinern. An den ersten durch die Poruspapille gelegten Schnitten (Fig. 17), wo die Seitenmuskulatur ausnahmsweise bis unter die Ansatzlinie der queren Bauchmuskulatur herabreicht, ist diese Verkleinerung schon so weit fortgeschritten, dass die Seitenfalte massiv erscheint. Wenige Schnitte später ist der Canal auf einen kleinen Spaltraum unter der Bauchmuskulatur reducirt. Der auf Fig. 18 dargestellte Schnitt trifft schon die Hinterwand der Poruspapille und mit ihr die letzten Ausläufer der Canäle, die auf den folgenden ganz verschwunden sind. Die massiven Seitenfalten werden immer niedriger (Fig. 27 bis 29 *b* Taf. VII), endlich verschwinden sie

[1]) Nature Vol. IV. No. 267.

völlig, kurz vor dem die Analflosse erscheint (Fig. 30). Die Canäle sind, wie Stieda richtig behauptet, beiderseits blind geschlossen. Rathke und J. Müller haben sich dadurch täuschen lassen, dass sie eine von der Mundhöhle aus jederseits nach hinten sich ausstülpende Tasche falsch gedeutet haben. Dieselbe ist mit Epithel bekleidet, wie es sich auch in der Mundhöhle findet, und an ihrem Ende nur durch eine dünne Wand von dem Seitencanal getrennt. Bei der Sondirung wird diese leicht durchbrochen, wodurch der Weg in den Canal geöffnet und eine künstliche Communication hergestellt wird. Bei Injectionen tritt eine solche Zerreissung weniger leicht ein, und durch diese Methode kann man sich leicht die Ueberzeugung verschaffen, dass eine Communication nicht besteht. Treibt man von hinten Quecksilber in den Seitencanal, so tritt dasselbe wohl in den Mundsaum ein, aber nie in die Mundhöhle. Ich halte es nicht für unmöglich, dass auch diese Verbindung (des Seitencanals mit der Höhle des Mundsaums, in welcher die Lippenmuskulatur liegt) ein Kunstproduct ist, muss aber jede andere entschieden in Abrede stellen.

Man würde die Canäle mit Huxley als Artefakte ansehen können, wenn dem nicht ihr constantes Auftreten und ihre Ausfüllung durch ein Gerinnsel, welches durchaus jenem gleicht, das man gewöhnlich in der Leibeshöhle findet, widerspräche.

Dass dieselben nicht als Leitungsapparate der Geschlechtsorgane gedeutet werden können, geht aus der gegebenen Beschreibung hervor, und wird auch durch die Beobachtungen Quatrefages' und Bert's bezeugt, welche die Geschlechtsproducte, ersterer die Eier, letzterer auch das Sperma, aus dem Porus austreten sahen[1]).

Die Bauchfalten resp. Bauchcanäle (*Bc*) sind Bildungen, welche den Seitenfalten und Canälen an die Seite gestellt werden müssen. Sie zeigen individuelle Verschiedenheiten, welche nicht nur durch das Alter des Thieres bestimmt werden. Gewöhnlich erheben sich die Bauchfalten (vergl. Taf. VI Fig. 22) in Gestalt mehrerer Längswülste zwischen den Seitenfalten. Sie schliessen nicht selten einen

[1]) In meiner ersten vorläufigen Mittheilung (l. c. pag. 22) erwähnte ich das Auffinden eines Eies in zwei aufeinanderfolgenden, in nächster Nähe des Porus geführten Querschnitten. Ich bin immer mehr zu der Ueberzeugung gelangt, dass hier ein Kunstproduct vorlag. Vermuthlich ist bei der Führung eines der vorhergehenden Schnitte ein oder ein Paar Eier in den offenen Canal hineingefallen und in der Folge mit geschnitten worden.

kleinen Hohlraum ein, einen Bauchcanal, welcher sich nur durch seine geringe Grösse von dem Seitencanal unterscheidet. Die Wandung zeigt dieselbe Endothel-Bekleidung, das Lumen ist durch das gleiche Gerinnsel ausgefüllt. Ich fasse die einen wie die anderen als subcutane Lymphräume auf.

Welche Vergleichspuncte es sind, die W. Müller dazu gebracht haben, in den Wandungen des von den Seitenfalten gebildeten Halbcanales mehrfache Aehnlichkeiten mit den Schwellkörpern zu erkennen[1]), ist mir unerfindlich.

Es bleibt mir in diesem Abschnitte nun noch übrig das Gewebe oder das Hohlraumsystem zu beschreiben, welches in den Flossen des Amphioxus liegt, und in verschiedener sehr widersprechender Weise gedeutet worden ist. Ich muss zuerst hervorheben, dass man als Flosse zwei ganz verschiedene Organe bezeichnet, die nicht mit einander zusammengeworfen werden sollten. Erstens den medianen Kamm, welcher sich die ganze Rückenseite des Thieres entlang erhebt und eine ähnliche, zwar umfangreichere, aber doch weniger bemerkbare Verdickung, die hinter dem Porus beginnt und bis zum After reicht, — zweitens die lappenförmigen Anhänge, welche Kopf und Schwanz ausstatten. Nur letztere verdienen ihrer Gestalt nach die Bezeichnung. Erstere würde man besser Stützapparate der Flosse nennen; ich halte sie für specifische elastische Organe, und bezeichne sie demnach als elastisches Kammersystem des Rückens und Bauches.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung des Thieres fällt es auf, dass die Rückencrista durch senkrecht verlaufende dunklere Striche in eine grosse Zahl hinter einander liegender, etwa quadratischer Abschnitte getheilt ist. Die Abschnitte nehmen nach vorn und hinten ab, also gerade da, wo die Flossen beginnen, verkleinern sich die von Goodsir und J. Müller als Flossenstützen in Anspruch genommenen Organe. Quatrefages[2]) hält sie für die Processus spinosi, Marcusen scheint der einzige gewesen zu sein, der ihre Natur als elastische Apparate erkannt hat, wenn ich anders seine sehr kurze Bemerkung richtig verstehe[3]). Ich differire hierin mit Bert[4], welcher meint, Marcusen habe den Inhalt der besagten Abschnitte als

[1]) Wilh. Müller. Das Urogenitalsystem des Amphioxus u. d. Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift f. Medicin u. Naturw. 1875. pag. 106.

[2]) Quatrefages l. c. pag. 233.

[3]) Comptes rendus LIX. pag. 90.

[4]) Ebenda LXV pag. 365. Merkwürdiger Weise ist diese Arbeit fast unbekannt geblieben.

flüssig beschrieben. Bert tritt dem entgegen und bezeichnet denselben als eine feste homogene Substanz ähnlich den Chordascheiben. Stieda l. c. pag. 22 ff., lässt die Räume von einem Gerinnsel erfüllt sein. Auf Fig. 24 ist ein horizontaler Längsschnitt durch das elastische Kammersystem der Rückencrista dargestellt. Wir bemerken, dass das Unterhautgewebe, bekleidet von Cutis und Epithel, durch Absendung querer Scheidewände eine Zahl von queren Räumen abtheilt. Stieda zeichnet dieselben (Taf. V Fig. 11) rhombisch, diese Gestalt ist jedoch nur durch die Zerrung des sehr resistenten Gewebes bei der Schnittführung entstanden. Die Innenwand des Raumes ist durch ein Endothel ausgekleidet. Den Inhalt bildet eine homogen erscheinende Masse von unregelmässiger Form. Bald schliesst sie sich ganz eng der Wand an, bald zeigt sie Einbuchtungen oder Einschnitte (h_1). Letztere zeigen, wie die Wand des Raumes, einen Endothelbelag. Auf dem Querschnitte erhalten wir das Bild der Fig. 26. Die Crista wird von einer Ausstülpung der Leibeswand gebildet, an der sich Epithel, Cutis und Unterhautgewebe betheiligen. Letzteres aber sendet nach unten zwei Platten, welche sich X förmig mit den das Nervensystem (und eventuell noch, wie in diesem Falle, das oben beschriebene Gewebe Z) umfassenden, von der äusseren Chordascheide ausgehenden, Lamellen verbinden. So wird ein birnförmiger Raum abgegrenzt, welcher das fragliche Gewebe enthält. Dass wir es hier in der That mit einem Gewebe und zwar einem elastischen zu thun haben, erweist sich nach der Behandlung mit Kali aceticum. Wir sehen dann die deutlichsten geschlängelten und verschlungenen elastischen Fasern auftreten, wie die Abbildung zeigt. Der Spalt, welcher das keulenförmig in die Crista hineinragende Organ umgibt und von dem Unterhautgewebe trennt, ist bald mehr, bald weniger regelmässig gestaltet (h_1) und allseitig mit Endothel bekleidet. Er zeigt auch auf dem Querschnitt oftmals solche Erweiterungen, wie ich deren schon oben erwähnt habe. An der verschmälerten Basis, und nur hier, hängt die elastische Substanz mit dem Unterhautbindegewebe und dem Gewebe der von der äusseren Chordascheide abgesendeten Platten zusammen, welche gerade hier in der X förmigen Kreuzung so innig mit einander verschmelzen, dass man sie durch keine Behandlungsweise optisch von einander trennen kann.

Die Fig. 27 bis 31 auf Taf. VII werden ein deutliches Bild von dem Verhältniss des elastischen Kammersystems der Bauchseite geben. Stieda macht darauf aufmerksam, dass es zweitheilig sei, eine Behauptung, die ich nicht bestätigen kann.

Kurz hinter dem Porus sehen wir in der Bauchwand, welche hier die Form eines flachen Daches hat, beiderseits die unregelmässigen Knollen des Gewebes auftreten, aber diese Zweitheilung kommt nur dem vordersten Ende zu. Gleich darauf zeigt sich das Gewebe in Form einer Platte, die an der Dorsalseite mit dem Unterhautgewebe verschmilzt und an der Bauchseite eine Reihe unregelmässiger Buchtungen und Einschnitte zeigt, welche wie oben dem Spaltraum h_1 angehören und mit Endothel bekleidet sind. Fig. 29 zeigt das Gewebe beim Verstreichen der Seitenfalten, Fig. 30 beim Auftreten der Afterflosse. Es hat hier die Gestalt eines Fünfecks angenommen, die es bis zum After, wo es verschwindet, beibehält.

Auf einem Längsschnitt präsentirt sich das Organ unter der in Fig. 19 Taf. VI dargestellten Form. Hier markiren sich am deutlichsten die unregelmässigen knollenförmigen Auswüchse, welche die einzelnen Kammern bald mehr, bald weniger ausfüllen.

Sehen wir von der Chorda ab, so finden wir, dass das Bindegewebe des Amphioxus überall in sehr auffallender Form uns entgegentritt. Nirgends mehr enthält es geformte Elemente in Gestalt von deutlichen Zellen oder Kernen, und nur in dem elastischen Gewebe der Unterhaut und des elastischen Kammersystems sind deutliche Fasern nachzuweisen, eingebettet in eine mächtig entwickelte, gallertartige, homogene Zwischensubstanz.

Weder in der äusseren Chordascheide, noch in ihren Ausstrahlungen (der häutigen Umhüllung des Rückencanals und der Leibeshöhle, den Ligamenta intermuscularia, der sog. Fascia superficialis externa) ist mehr, als eine äusserst zarte faserige Streifung zu erkennen. Ebenso in der Cutis und in der Bindegewebshülle des gesammten Darmapparates mit ihren localen Verdickungen, den Kiemenstäbchen. Alle diese Gewebe zeigen eine so frappante Uebereinstimmung, dass sie nur durch ihre Lage von einander zu unterscheiden sind. Wo sie aneinander liegen sind sie meist gar nicht von einander zu unterscheiden. Nur selten markirt eine feine dunklere Linie die Grenze.

Der **Darmtractus** verläuft dicht unter der Chorda hinziehend in gerader Richtung durch das ganze Thier. Er beginnt mit einer weiten Mundöffnung und endigt mit der asymmetrisch links liegenden Afteröffnung.

Der ganze Apparat zerfällt in zwei Abschnitte, einen respiratorischen, den Kiemenkorb, welcher sich an die Mundhöhle anschliesst, und einen verdauenden, den eigentlichen Darm.

Im Gegensatz zu allen anderen Kiemenathmern sehen wir den

respiratorischen Abschnitt des Darmes beim Amphioxus zu gewaltiger Länge entwickelt. Er nimmt fast die Hälfte der Totallänge des Thieres ein.

Die Mundöffnung wird gebildet durch einen nahe dem vorderen Körperende des Thieres an der Bauchseite liegenden Längsspalt. Sie wird umfasst von dem oben beschriebenen die Cirri tragenden Mundring.

Die Mundhöhle hat die Form einer Tasche, welche an ihrem Grunde durch eine enge Oeffnung mit dem Lumen des Kiemenkorbes communicirt. Beiderseits dieser Oeffnung stülpt sie sich sackartig nach hinten und unten aus; hier ist es, wo Rathke und J. Müller die Mündungen der Seitencanäle gefunden zu haben glaubten.

Das Epithel der äusseren Haut geht direct auf die innere Wand der Mundhöhle über, und lässt sich noch eine kurze Strecke weit verfolgen. Nur dorsal, direct unter der Chorda wandelt sich dasselbe sehr bald in ein einschichtiges Epithel aus schmalen und hohen Zellen, das sich im Gegensatz zu jenem lebhaft mit Carmin färbt, um.

Ich komme hiermit auf das von J. Müller und Quatrefages beschriebene sog. Räderorgan zu sprechen, über welches noch vollkommene Unklarheit herrscht. Stieda hat es gänzlich übersehen und gesteht ein nicht zu wissen, was es damit für eine Bewandtniss habe. Trotzdem ist die Beschreibung J. Müller's kenntlich genug.

Betrachtet man die Wand der Mundhöhle von innen her, so erkennt man leicht einen Unterschied in dem Aussehen des sie auskleidenden Epithels. Während dasselbe an dem Rande hell und stark lichtbrechend erscheint, ist es dunkel und trübe im Grunde der Mundhöhle (vergl. Taf. V Fig. 13). Diese beiden Epithelformen gehen jedoch nicht unmerklich und allmälig in einander über, sondern es lässt sich eine deutlich markirte Grenze erkennen. Diese Grenze nun verläuft in Form einer hoch geschwungenen Wellenlinie. Das Epithel der Mundränder, der Lippen, und das des Mundgrundes greifen daher mit fingerförmigen Fortsätzen ineinander. Man vergleiche hierüber die sehr schönen Figuren von J. Müller und Quatrefages (l. c. Taf. I Fig. 2 u. Taf. II Fig. 1 u. 5, resp. Taf. X). Wie ersterer richtig und deutlich genug sagt, sind diese fingerförmigen Figuren der Anfang des wimpernden Theils der Schleimhaut. Das Räderorgan ist demnach nur eine von diesem ausgezeichneten Beobachter dem wim-

pernden Schleimhautepithel des Mundhöhlengrundes gegebene Specialbenennung [1]).

Querschnitte bestätigen dies vollkommen. Fig. 10 Taf. V stellt einen solchen durch die Mundöffnung nahe ihrem Hinterrande geführten Schnitt dar. Das Epithel der Mundhöhle tritt uns abwechselnd in verschiedener Form entgegen: Einmal deutlich vorgewölbt, hochcylindrisch, trübe und stark sich färbend, das andre mal niedriger, stark lichtbrechend, schwach gefärbt. Das erstere (*De*) unterscheidet sich in nichts von dem Schleimhautepithel des Kiemendarms, das letztere (*Ke*) ebensowenig, ausser durch seine etwas niedere Gestalt, von dem Körperepithel. Das erstere flimmert, das letztere nicht; freilich habe ich bei meinen Spiritusexemplaren niemals die Wimpern zu sehen bekommen. Je näher der Schnitt dem Ende der Mundhöhle liegt, desto mehr schwindet *Ke* und umgekehrt. Am weitesten nach vorn ragt das Schleimhautepithel direct unter der Chorda, wo es auch die stärkste Höhenentwicklung hat.

Die Wimperbewegung des Räderorganes treibt den Strom des einfliessenden Wassers, wie wir durch J. Müller wissen (l. c. pag. 96 f.), direct nach rückwärts, also aus der Mundhöhle in den Kiemenkorb.

Das Mundhöhlenepithel sitzt einer zarten Bindegewebslamelle auf, an deren Beschreibung ich noch einige Worte wenden muss. Dieselbe, in meiner Figur *La* benannt, legt sich in der Mediane der Chordascheide (*sch*$_1$) eng an, doch lässt sich noch eine deutliche Grenze, zuweilen sogar durch spindelförmige mit Carmin sich färbende Kerne hervorgehoben, erkennen. An der Stelle, wo die Haemapophysen ausstrahlen, hebt sie sich ab und lässt jederseits einen spaltförmigen Raum frei, der von einem Blutgefäss ausgefüllt wird. Im weiteren Verlaufe legt sie sich der haemapophysenartigen Lamelle wieder an und vereinigt sich mit ihr so innig, dass die Grenze nur selten zu bemerken ist. Sie geht direct in die Cutis über.

Auf unserer Figur zeigt sich jedoch noch ein anderer in gleicher Weise begrenzter, dicht neben und unter dem Blutgefäss liegender unpaarer Spaltraum (*Dr*). Derselbe enthält die canalförmig gewundenen Schläuche eines Organes, das ich als eine Drüse gedeutet

[1]) Langerhans' Beschreibung stimmt mit der meinen völlig überein, nur trägt nach ihm auch das niedrige Epithel der Mundhöhle Geisseln.

und auf Organe bezogen habe, welche M. Schultze [1]), Leuckart und Pagenstecher und Kowalewsky bei den Larven unseres Thieres beschrieben haben. Dieselben stülpen sich, allerdings paarig, neben dem Munde ein.

Die Schläuche füllten den Hohlraum, in dem sie lagen und welcher sich nach hinten zu noch erheblich ventralwärts ausdehnt niemals ganz aus. Nach Langerhans erweist sich dieses Organ als ein unpaarer rechts liegender Aortenbogen, welcher dann allerdings in einer höchst auffallenden Form entwickelt wäre.

Die Mundhöhle wird gegen den Kiemenkorb zu durch einen kräftigen ringförmigen Muskel abgeschlossen. Derselbe ist von J. Müller und Quatrefages als der »gefranste Ring« beschrieben worden [2]). Stieda gibt an, ihn nicht gefunden zu haben; er würde glücklicher gewesen sein, wenn er die kleine cirrentragende Hautfalte, die er (l. c. pag. 27) selbst erwähnt, genauer untersucht hätte.

Der Muskel des gefransten Ringes besteht, wie alle anderen Muskeln des Amphioxus [3]), aus quergestreiften Fasern. Seine Form ist sehr veränderlich. Der halbschematische Längsschnitt auf Fig. 13 Taf. V dürfte am besten im Stande sein, Lage und Form darzustellen. Er ragt wie ein Trichter mit seiner Spitze in den Kiemenkorb hinein, während seine breite Basis dem Munde zugekehrt ist. Erstere trägt eine Zahl von etwa zehn zarten Cirri. Es ist mir nicht gelungen über die Structur dieser letzteren völlig ins Klare zu kommen. Sie besitzen nur spärliche Muskulatur und scheinen durch einen helllichtbrechenden äusserst feinen Stab gestützt zu sein. Die äussere Bekleidung des Muskels wird durch gewöhnliches, nicht durch Wimperepithel gebildet [4]).

Der Kiemenkorb unseres Thieres, auffallend durch seine bedeutende Längsausdehnung, ist schon durch Goodsir und Rathke ziemlich ausführlich beschrieben worden, doch verdanken wir auch dieses Organes genauere Kenntniss erst J. Müller und Retzius. Sie

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. 1851 pag. 416.

[2]) Huxley bezeichnet ihn als Velum und sucht ihn dem Velum des Ammocoetes gleichzusetzen. Proceed. Royal Soc. XXIII. 1874. No. 157.

[3]) Ausser den von W. Müller und Langerhans beschriebenen Muskeln des Kiemenkorbes, Darmes und der Hülle der Geschlechtsorgane.

[4]) Nach Langerhans' Untersuchungen ist auch dieses Epithel, ebenso wie das ihm gleiche niedrige Epithel der Mundhöhle, Wimperepithel.

stellten durch das Experiment am lebenden Thiere fest, dass der Kiemenkorb von einer grossen Zahl Spalten durchsetzt sei, welche dem in den Mund eintretenden Athmungswasser den Austritt in einen den Kiemenkorb umgebenden Hohlraum gestatteten. Dieser Raum entspreche zugleich Athem- und Bauchhöhle der übrigen Fische. Der vorzüglichen Beschreibung des Kiemenkorbes, wie sie uns J. Müller gegeben hat, bleibt nur wenig hinzuzusetzen. Die späteren Beobachter Quatrefages und Marcusen, sowie Bert empfinden dies, und während der erstere und letztere kaum im Stande sind jener Beschreibung irgend etwas hinzuzufügen unterlässt Marcusen eine solche ganz. Bert aber sowohl als Quatrefages bestätigen die Angaben J. Müller's betreffs der Durchgängigkeit des Kiemenkorbes. Ersterer hat, wie sein berühmter Vorgänger, diese Thatsache experimentell festgestellt. Er sah das Wasser durch den Mund in den Kiemenkorb eintreten, aus diesem in die umgebende Höhle strömen und endlich durch den Porus abfliessen. Er schliesst sich vollkommen der Deutung J. Müller's an. Dem gegenüber muss es Erstaunen erregen, wenn ein neuester Autor, auf Grund von Untersuchungen, die am todten Thiere gemacht sind, eine entgegengesetzte Behauptung ausspricht. Stieda erklärt die Kiemenspalten für nicht existirend! Jeder, der den längeren Excurs über diese Frage in Stieda's Studien (pag. 29) durchliest, oder die gegebenen Figuren betrachtet, muss in der That über diese Kühnheit erstaunen, mit welcher wiederholte, von den geschicktesten Beobachtern angestellte Experimente bei Seite geschoben werden! Stieda hat (l. c. pag. 31) nach ein oder zwei Oeffnungen gesucht, vergebens gesucht an einem Apparate, der deren mehrere Hunderte besitzt!

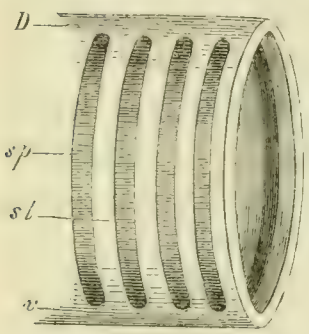
Bei Niemand, der J. Müller's und Quatrefages' Arbeiten kennt, durfte Stieda's Urtheil auf Anerkennung rechnen. Um die überzeugende Darstellung dieser Forscher zu widerlegen, bedurfte es anderer Argumente, als die von Stieda ins Feld geführten. Ich glaube daher auf diese Frage gar nicht näher eingehen zu brauchen, auch wird meine nun folgende Beschreibung hinreichend die Irrigkeit der Ansicht Stieda's darthun. Ich will nur erwähnen, dass man durch vorsichtige Injection einer erstarrenden Masse, ohne Anwendung eines irgendwie erheblichen Druckes, und ohne Verletzungen zu erhalten, die Kiemenhöhle, deren Existenz jener Beobachter ganz leugnet, vom Mund aus füllen kann. Es ist dies ein Verfahren, welches sich schon deshalb empfiehlt, weil dadurch das ganze Thier,

dessen Organe sonst leicht zerreissen und auseinander fallen, schnittfähiger wird.

Der Kiemenkorb des Lanzettfisches ist ein schlauchförmiger, vorn und hinten schnell verjüngter Apparat, welcher, dorsalseits an der Chordascheide befestigt, frei in den umgebenden Hohlraum hineinragt. Mit letzterem steht sein Lumen in Communication durch zahlreiche die Wand durchsetzende von vorn und oben schräg nach hinten und unten verlaufende Spalten, die Kiemenspalten. Die Wand des Kiemenkorbes wird dadurch in Streifen zerlegt, deren Zahl mit dem Alter des Thieres zunimmt, und bei erwachsenen Exemplaren die Zahl 100 überschreitet.

Wir erhalten also ein Bild, wie es uns der beigegebene Holzschnitt Fig 1 darstellt: Einen Cylinder, der von parallelen Spalten seitlich durchsetzt ist, oder, um es anders auszudrücken, ein System paralleler Leisten, welche oben und unten durch ein Längsband mit einander vereinigt sind.

Fig. 1.



D, dorsales Längsband; *v*, ventrales Längsband; *sp*, Kiemenspalten; *st*, Kiemenstäbe.

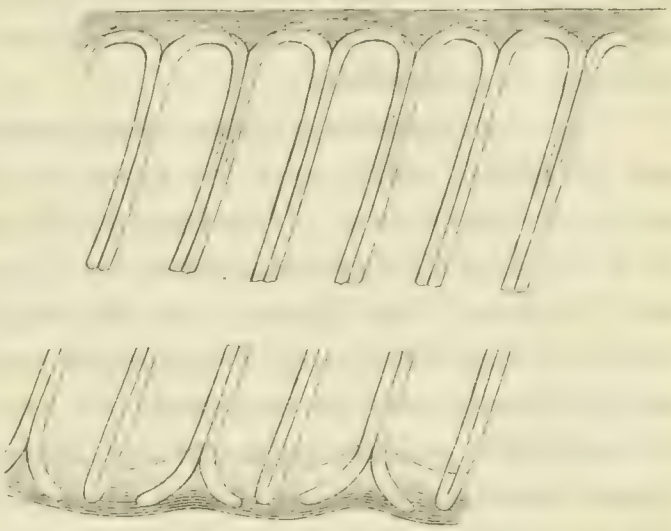
Bis hierher passt das Gesagte sowohl auf die innere Schicht, die Schleimhaut, als auf die äussere, die Bindegewebslamelle, welche das stützende Gerüst des Apparates bildet. In Folgendem lasse ich erstere ganz bei Seite und beschäftige mich nur mit Betrachtung der letzteren.

Die oberen und seitlichen Ränder der Spalten sind wulstig verdickt, und wir haben es daher nicht mit parallelen Leisten, sondern mit dreikantigen Stäben zu thun, welche mit ihren oberen Enden bogenförmig in einander übergehen. Anders liegen die Sachen am ventralen Ende der Kiemenstäbchen, im Bereiche des ventralen Längsbandes. Hier verdicken sich nicht die unteren Ränder der Spalte, sondern sie bleiben dünnhäutig. Statt dessen aber setzt sich die Verdickung der Kiemenstäbchen in das ventrale Längsband fort, und zwar abwechselnd geradlinig und gabelförmig getheilt. Dabei ist noch zu bemerken, dass insofern eine Asymmetrie besteht, als dem gabelig getheilten Stab auf der andern Seite des Kiemenkorbes ein geradlinig endender entspricht. Das so entstandene Bild (Holzschnitt Fig. 2) gibt uns, nachdem wir noch die dünnen Querstäbchen hinzugefügt haben, welche die gabelig getheilten Kiemenleisten unter einander verbinden eine treue Darstellung der beschriebenen Verhältnisse. Dieses

Gerüst wird innerlich überall von dem Schleimhautepithel überzogen. Wir haben es demnach auch hier zu thun mit einem seitlichen Gitterwerk und mit einem dorsalen und ventralen Streifen.

Alle diese Thatsachen sind seit der mustergiltigen Beschreibung J. Müller's bekannt. Die späteren Autoren haben sich begnügen müssen auf ihn zu verweisen, oder seine Worte zu reproduciren[1].

Fig. 2.



Auch ich würde das gethan haben, wenn ich nicht geglaubt hätte, im Interesse der Klarheit der Darstellung die Beschreibung von einem anderen Puncte anfangen zu müssen. Ich habe nicht mit den Kiemenstäbchen begonnen, sondern mit der Bindegewebshülle. Diese ist das Wichtige, nicht jene, welche nur Verdickungen derselben sind.

Und an sie muss ich wieder anknüpfen, wenn ich nun daran gehe, den vordersten, schnell verjüngten Theil des Kiemenkorbes zu beschreiben.

Verfolgen wir das dorsale Längsband nach vorn, so sehen wir, dass es sich hier anders verhält, als ich es oben beschrieben habe. Statt seitlich in der verdickten bogenförmigen Commissur der Kiemenstäbchen seine Grenze zu finden, dehnt es sich schnell, die Kiemenspalten verdrängend, über die Flanken des Kiemenkorbes aus. Die bogenförmigen Verbindungsstücke der Stäbe werden zugleich undeutlich oder schwinden ganz. Fig. 13 Taf. V[2] stellt dies dar. Die oberen Enden der dunkel gehaltenen Kiemenspalten fallen in einer Bogenlinie rasch ab. Diese Curve trennt also den Kiemenkorb in zwei Abschnitte, einen oberen resp. vorderen und einen unteren, einen undurchbohrten und einen durchbohrten. Die Wand des Kie-

---

[1] Nur durch Hinzufügung histologischen Details haben Spätere unsere Kenntniss gefördert.

[2] Die Figur ist halbschematisch. Sie zeigt das Thier nach Abtragung der einen Körperhälfte. Die dadurch mit entfernte Wand des Kiemenkorbes ist jedoch in integrum restituirt, so dass in diesem Bereiche nur die Seitenwand des Körpers abgetragen erscheint.

menkorbes zeigt nun in diesen beiden Abschnitten einen verschiedenen Bau. In dem undurchbohrten besteht sie aus zwei Schichten. Der äusseren Bindegewebslamelle und der inneren Schleimhautepithelschicht. In dem durchbohrten aber finden wir drei Schichten, indem sich nach aussen eine äussere Epithelschicht auflegt. Zugleich aber hat sich die, nun mittlere, Bindegewebsschicht zu den Kiemenstäbchen umgewandelt.

Zur Verdeutlichung dieses Verhältnisses sollen die Figuren 11 und 12 dienen, doch muss ich zuerst wieder an Fig. 10 anknüpfen, welche bestimmt war, den Bau der Mundwandungen zu erläutern. Es wurde dort die Aufmerksamkeit des Lesers auf die Lamelle (*La*) gelenkt, welche, das Epithel der Mundhöhle tragend, sich grösstentheils der von der Chorda ventralwärts ausstrahlenden Lamelle (sch_1) anlegte. Diese, welche beiderseits die Blutgefässe (*B*) abgrenzte und in wesentlich gleicher Lage auf den folgenden, den Ringmuskel treffenden Schnitten erschien, finden wir nun auch auf dem ersten durch den Kiemenkorb gelegten. Fig. 16 *a* stellt einen solchen in der Richtung β—β (Fig. 13) geführten dar. Man erkennt, dass hier in sofern eine Aenderung eingetreten ist, als die Lamelle (*La*) sofort nach Abgrenzung der Gefässe (*B*) sich abhebt und also zwischen sich und sch_1 einen Raum freilässt, die Leibeshöhle (*Lh*), einen Raum von gleicher Abgrenzung, wie jener, welcher in Fig 10 die vermeintliche Drüse (*Dr*) aufnahm. Doch nach ganz kurzem Verlaufe biegt sich die Lamelle wieder nach oben und aussen, um dann abermals den Weg bauchwärts einzuschlagen. Durch diese dreimalige Knickung bildet sich der erste Anfang einer Rinne, welche, mehr oder weniger scharf ausgeprägt, sich durch den ganzen Kiemenkorb hinzieht, und gegenüber der später zu beschreibenden Bauchrinne als Rückenrinne bezeichnet werden kann. Dieselbe gewinnt auf den zunächst folgenden Schnitten (Fig. 12) ein noch bizarreres Aussehen, welches jedoch zum Theil auf die Einwirkung der Erhärtungsflüssigkeit und der Schnittführung zu schieben sein wird. Doch dies nebenbei. Es kommt uns jetzt vor Allem darauf an die Lamelle (*La*), auf deren Wichtigkeit nicht genug hingewiesen werden kann, auf ihrem weiteren Wege bauchwärts zu verfolgen. Zu diesem Ende kehren wir zur Fig. 16 *a* zurück. Dieser Schnitt, in der Richtung β—β geführt, trifft demnach zuerst den undurchbohrten Theil des Kiemenkorbes, und erst nahe der Bauchseite den durchbohrten. Die Lamelle nun zeigt in ihrem Verlaufe nach unten eine ganze Reihe von Faltungen, die von oben und vorn schräg nach

unten und hinten verlaufen. Der oberste Querschnitt ist mit *Kst* bezeichnet. Das Schleimhautepithel, welches innen die Lamelle auskleidet, zeigt nun seinerseits, je nachdem es auf einer solchen verdickten Falte, oder auf der dünneren Zwischenlamelle sitzt, ebenfalls eine Differenzirung. An ersterer Stelle zeigt es sich hochgeschichtet, wie in der Rückenrinne, und sehr tinctionsfähig, an letzterer wird es bedeutend niedriger und bleibt gegen Färbemittel ziemlich unempfindlich[1]). Die Erklärung dieser Verhältnisse bietet keine Schwierigkeiten. In diesen deutlich verdickten Faltungen haben wir es zu thun mit den obersten noch im undurchbohrten Theil des Kiemenkorbes liegenden Enden der Kiemenstäbchen, und zwar in dem ausspringenden, *Bg* benannten, verdickten Winkel mit der bogenförmigen Verbindung der aufeinanderfolgenden Stäbe, in dem erhöhten Schleimhautepithel mit den Erhebungen der Kiemenblättchen. Je weiter wir nun die Wand des Kiemenkorbes bauchwärts verfolgen, desto deutlicher werden die beschriebenen Veränderungen. Die Fältchen der Lamelle (*La*) legen sich aneinander und bilden einen soliden Stab, der nur noch durch eine dunkle Linie an den früheren Spalt erinnert, das Schleimhautepithel erhöht sich immer beträchtlicher. Plötzlich gelangen wir an einen Kiemenstab (Kst_1), über den hinaus die Lamelle sich nicht mehr fortsetzt. Wir sind somit an den durchbohrten Theil des Kiemenkorbes gekommen. Von eben diesem Kiemenstäbchen geht eine Lamelle quer nach der Leibeswand hinüber (*L*), und trennt somit die Leibeshöhle (*Lh*) von einem Raume, der mit dem Lumen des Kiemenkorbes in Verbindung steht, der Kiemen- oder Athemhöhle (*A*). Diese Lamelle kehrt noch ein oder zweimal an den Kiemenkorb zurück, wobei sie stets ein Stäbchen überspringt, legt sich aber dann an die Leibeswand an. Sie besteht aus stark lichtbrechenden, pigmentirten, niedrigen Cylinderzellen. Der erste und dritte auf Kst_1 folgende Kiemenstab liegen demnach vollkommen frei, und sie fallen daher leicht aus. Aber auch durch eine andere Eigenthümlichkeit, die oben schon beiläufig erwähnt worden ist, unterscheiden sich diese freiliegenden Stäbchen. Sie sind nach aussen von Cylinderepithel bedeckt, dem nämlichen, welches die im Zickzack verlaufende Lamelle (*L*) bildet. Die Wand des Kiemenkorbes besteht also hier aus den erwähnten drei Schichten: Der stützenden Bindegewebeschicht und den beiden Epithelschichten.

---

[1]) vergl. auch Fig. 11.

Auf einem folgenden Schnitte, Fig. 16 *b*, finden wir genau dieselben Verhältnisse, nur hat die Kiemenhöhle und mit ihr der durchbohrte Theil des Kiemenkorbes an Ausdehnung bedeutend gewonnen. Fig. 32 Taf. VI endlich stellt das gewöhnliche Verhalten dar, wie es sich auf einem in der Höhe *a*—*a* geführten Schnitte zeigt, und von nun an bis zum Ende des Apparates bestehen bleibt.

Da der Verlauf des äusseren Epithels, sowie der mit demselben zusammenhängenden Lamelle (*L*) in einem folgenden, das Verhältniss der Kiemenhöhle (*A*) zur Leibeshöhle (*Lh*) behandelnden Abschnitt beschrieben werden wird, so können wir hier ganz davon absehen.

Entsprechend der Rückenrinne findet sich an der Ventralseite unseres Thieres eine faltige Bauchrinne. Wie jene nur gebildet wurde durch die Faltungen eines Längsbandes (*La*) und die epitheliale Auskleidung desselben, so auch diese. Die das ventrale Längsband bildende Bindegewebelamelle *La* (Fig. 10—12 u. 16 *a*, *b*) buchtet sich zu einer tiefen Rinne aus, so dass ihr Querschnitt hufeisenförmig erscheint. Nur selten scheint dieses Hufeisen aus einem Stücke zu bestehen; meistens sehen wir, wie in der Figur 14 u. 15, jeden Schenkel durch ein Stück gebildet und diese beiden in der Mediane über einander geschoben. Zuweilen berühren sich die Schenkel gerade noch, zuweilen ist einer kürzer als der andere, und es bleibt daher scheinbar ein Zwischenraum. Genauere Untersuchung aber zeigt in diesem Falle stets eine nur wenig schmalere Brücke, welche die Enden der Verdickungen verbindet. In meiner ersten Mittheilung habe ich diese beiden seitlichen Spangen als Querschnitte der Längsleisten gedeutet, welche W. Müller[1]) als Stützorgane der Hypobranchialrinne des Lanzettfischchens bezeichnet. Später habe ich mich davon überzeugen müssen, dass es nur die unteren Enden der Kiemenstäbchen sind, welche in der Medianlinie zusammentreten. Wir haben es also nicht mit zwei stützenden Längsstreifen zu thun, sondern mit einer einfachen Rinne, deren Wand nach Massgabe der ventralen Enden der Kiemenstäbe querverlaufende, leistenförmige Verdickungen besitzt. Die Innenwand der Rinne ist mit dem Schleimhaut epithel bekleidet, welches jederseits in drei gesonderten Längsstreifen angeordnet ist. Verfolgen wir die Bauchrinne nach vorn hin, so finden wir, dass sie sich allmälig abflacht und endlich im vordersten Abschnitt (cf. Fig. 16 *a* u. *b*) die umgekehrte Form erhält, die Form

[1]) Die Hypobranchialrinne etc. Jen. Zeitschr. VII pag. 327.

einer nach unten offenen Rinne oder eines Daches. Dadurch erhält zugleich der Querschnitt des Kiemenkorbes die Gestalt eines verkehrten Kartenherzens.

Das ganze Organ zeigt keinen wesentlichen Unterschied, ausser in seiner Form, von der Rückenrinne. Es wird als Flimmerrinne oder Endostyl in Homologie zu dem gleichgenannten Organe der Tunicaten gesetzt.

Es bleiben mir nun, ehe ich zu der Darstellung des eigentlichen Darmes übergehe, nur noch einige histologische Details zu erwähnen.

Die Bindegewebshülle des Kiemenkorbes ist eine zarte, fast homogen erscheinende Membran. Sie ist nach aussen, nämlich nach der Leibeshöhle zu, von Endothel bekleidet. Wie schon hervorgehoben, ist sie dort, wo sie sich an die Chordascheide anlegt, schwer und nur selten von jener zu unterscheiden. Am leichtesten gelingt dies noch ganz vorn im Kiemenkorb, und dort schieben sich auch nicht gar selten Endothelkerne zwischen beide Lamellen ein, die Trennung markirend.

Aus derselben feingestreiften Substanz bestehen natürlich auch die Verdickungen resp. Faltungen der Hülle, die Kiemenstäbe.

Dass letztere in der That als locale Verdickungen und Faltungen der Bindegewebelamelle anzusehen sind, geht aufs deutlichste aus meiner obigen Beschreibung hervor, sowie aus der Abbildung Fig. 11. In Fig. 20 habe ich einen Durchschnitt durch einen im undurchbohrten Theil des Kiemenkorbes liegenden Stab bei etwas stärkerer Vergrösserung dargestellt. Fig. 21 *a* dagegen zeigt einen Schnitt durch einen der ersten im durchbohrten Abschnitt liegenden Stäbe, Fig. 21 *b* endlich einen solchen durch zwei aufeinander folgende Stäbe im Haupttheil des Korbes. Letztere Form ist es, die gewöhnlich beschrieben und auch von STIEDA (l. c. Taf. I Fig. 6) abgebildet worden ist.

Betrachtet man den Kiemenkorb von der Fläche, so gewahrt man, dass jeder Stab von einer dunklen Mittellinie durchzogen wird, wie der Holzschnitt 2 pag. 121 es wiedergibt, eine Eigenthümlichkeit, die nur J. MÜLLER zeichnet, die aber weder von ihm selbst noch von einem anderen hervorgehoben worden ist. Diese dunkle Linie geht weder oben in die dorsalen Bogenstücke, noch unten in die Aeste der gegabelten Stäbe über, sondern endigt in dem Theilungswinkel. In den geradlinig endenden Stäben erlischt sie allmälig kurz vor der Spitze. Die Kiemenstäbe erhalten dadurch das Aussehen, als ob sie aus zwei Leisten beständen, einer vorderen und

einer hinteren. Erstere setzt sich durch Vermittelung des dorsalen Bogenstückes in die hintere Leiste des vorhergehenden Kiemenstabes, und letztere in die vordere Leiste des folgenden fort. Ventralseits geht erstere in den vorderen, letztere in den hinteren Gabelast über. Es hat dies für alle Stäbe, auch die vordersten, Geltung.

Die Betrachtung der Schnitte belehrt uns, dass dieser dunkle Streifen der optische Ausdruck eines dunkleren Centraltheils (*Ctr*) des Stabes ist, dessen Gestalt eine verschiedene. Im vorderen undurchbohrten Abschnitt des Kiemenkorbes erscheint er uns als eine Rinne. Dieselbe Form zeigt er auch noch mehr oder weniger deutlich an den ersten freien Stäben. Zumeist aber erscheint er im durchbohrten Abschnitt, wie der Stab selbst, in Gestalt eines dreiseitigen Prisma; indessen ist auch hier in der Mehrzahl der Fälle die Vereinigungsstelle der beiden Schenkel durch eine feine Linie markirt. Stieda hat zuerst auf die histologische Verschiedenheit beider Theile aufmerksam gemacht. Die Achse beschreibt er als faserig, die Hülle als homogen. Mit Recht vergleicht er diese mit der Cutis. Wir werden das nach der vorigen Auseinandersetzung sehr natürlich finden. Haben wir doch gesehen, dass die Hülle der Stäbe nur Verdickung der Bindegewebelamelle (*La*) ist, und dass diese mit der Cutis in directem Zusammenhange steht.

Die Achse der Stäbchen zeigt auf dem Querschnitt deutliche Punctirung, zuweilen liessen sich sogar mit Hülfe von Beale's Carmin kleine spindelförmige Kerne nachweisen. Ich glaube dass das ganze Achsengebilde dem Stab nicht eigentlich zugehört, sondern nur Bindegewebsfasern darstellt, welche bei Schluss der Rinne mit eingeschlossen wurden, eigentlich aber zwischen dem Gerüst und dem Schleimhautepithel liegen.

Letzteres, zu dessen Beschreibung ich jetzt komme, ist überall einschichtig, und überall trägt die Oberfläche der Schicht Wimpern, die sich freilich bei Spiritusexemplaren nur selten erhalten. Ausser durch seine Faltung, welche natürlich durch die des Gerüstes bestimmt wird, unterscheidet sich das Schleimhautepithel im Wesentlichen nur durch die Höhe der Schichtung. Erstere ruft die Bildung der Rücken- und Bauchrinne hervor, letztere die der Kiemenblättchen und der Epithelstreifen der Bauchrinne. Einer Differenzirung ist oben schon Erwähnung geschehen, dass nämlich im undurchbohrten Abschnitt des Korbes die die Stäbchen bildenden Falten der Bindegewebslamelle mit einer höheren und sich dunkler färbenden Epithelschicht ausgekleidet sind (Fig. 11 u. 16). Diese allmälig

an Höhe zunehmenden Wülste bilden einen continuirlichen Uebergang zu den eigentlichen Kiemenblättchen Fig. 21. An letzteren unterscheidet man eine oberflächliche und eine innere Schicht. Erstere färbt sich mässig und erweist sich als aus langen prismatischen Zellen zusammengesetzt. Die innere Schicht, welche in Form eines Dreiecks in erstere hineinragt, besteht aus verflochtenen kernhaltigen leicht färbbaren Bindegewebsfasern[1]. Wahrscheinlich wird überall die Epithelschicht von der Stützlamelle durch eine Schicht solcher Fasern getrennt sein, doch gelang es mir, wie STIEDA, nur hier und in der Bauchrinne sie nachzuweisen.

Die Form der Bauchrinne (Endostyl, Hypobranchialrinne, Flimmerrinne) ist schon oben beschrieben worden. Wir wissen daher, dass das Organ diese Bezeichnung in seinem vordersten Theil nicht verdient, da es dort dachförmig in das Lumen des Kiemenkorbes hineinragt. W. MÜLLER, dem wir die erste genauere Beschreibung verdanken, unterscheidet das bindegewebige Gerüst als Endostyl von dem in Längswülsten erhobenen Schleimhautepithel, der Hypobranchialrinne. Ganz abgesehen von der Streitfrage, wie die Beschreibung HUXLEY's[2] zu deuten sei, möchte ich es für überflüssig halten, dem ventralen Längsband des Kiemenkorbgerüstes hier einen besonderen Namen beizulegen. Ich vermeide daher diese Bezeichnung ganz. Die die Rinne auskleidenden vier, im vorderen Abschnitte sechs, Schleimhautwülste zeigen gar keinen wesentlichen Unterschied in ihrem Bau von jenen, welche auch sonst am undurchbohrten Abschnitte des Kiemenkorbes auftreten, z. B. denjenigen, welche im undurchbohrten Theil die Kiemenstäbe begleiten. Nur das lässt sich bemerken, dass sich hier zwischen Gerüst und Schleimhaut eine deutlich erkennbare Partie Bindegewebe einschiebt, dessen zahlreiche spindelförmige Kerne sich leicht färben, und dass die Schleimhautzellen etwas dichter gedrängt und stärker lichtbrechend sind. Das Organ zeigt, wie bekannt, eine sehr auffällige Uebereinstimmung mit der Flimmerrinne der Tunicaten: am deutlichsten tritt dieselbe hervor, wenn man die von LEUCKART[3] gegebene Abbildung vergleicht nach Entfer-

[1] Da ich dieselben habe isoliren können, so möchte ich in diesem Falle LANGERHANS widersprechen, der von solchen Bindegewebefasern nichts findet.

[2] HUXLEY. Observations upon Anat. and Physiol. of Salpa & Pyrosoma. Philos. Transact. 1851. pag. 567. FOL. Ueber die Schleimdrüse und den Endostyl der Tunicaten. Dieses Jahrb. Bd. I. 1875. pag. 222.

[3] Zoolog. Untersuchungen Heft 2.

nung der den Canal Endostyl] von der Rinne trennenden dünnen Wand). Weniger übereinstimmend sind die von Hertwig[1]) und jüngst von Fol gegebenen Figuren, besonders letztere.

Vornehmlich im mittleren und vorderen Abschnitt des Kiemenkorbes sah ich die Schleimhautfalten der Bauchrinne unterbrochen durch kugelige, oder, weiter hinten, kegelförmige Organe, welche durch hellere halbmondförmige Zellen gebildet wurden. Die ganze Zellgruppe erinnerte sehr an die bekannten Leydig'schen Sinnesbecher, welche noch kürzlich durch Bugnion[2]) und Malbranc[3]) eine so eingehende Beschreibung gefunden haben. Die einzelnen Zellen zeigen ganz das Aussehen der von Fol in Fig. 3 Taf. VII abgebildeten. Der stark lichtbrechende scharfe Saum, welchen die zusammengebogenen Spitzen der Zellen bilden (Fig. 14 u. 17 Taf. V), lässt mich eine Bekleidung durch äusserst feine Härchen vermuthen, doch gelang es mir nicht, dieselben mit Sicherheit zu sehen. Leider ist es mir niemals geglückt, diese merkwürdigen Zellengruppen auf Zerzupfungspräparaten wiederzufinden. Ich muss es daher einem späteren Beobachter überlassen, den genaueren Bau derselben und ihre Bedeutung zu erforschen. Sie für Sinnesorgane zu halten, daran bin ich durch Fol's Untersuchungen wieder zweifelhaft geworden; wohl möglich, dass sie auch hier als Schleimdrüsen anzusehen sind, wie es dieser Beobachter bei den Tunicaten thut, und wie schon Leuckart vor langer Zeit gethan hat[4]).

Der eigentliche Darm beginnt mit einer plötzlichen Einschnürung des Kiemenkorbes und entsendet kurz nach seinem Anfang den

---

[1]) Zur Kenntniss des Baus der Ascidien. Jenaische Zeitschr. VII pag. 74.

[2]) Rech. sur les. org. sensit. du Protée et de l'Axolotl. Bullet. 70. de la soc. vaud. des sc. nat. Lausanne 1873.

[3]) Seitenlinie und Sinnesorgane d. Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875. pag. 24.

[4]) Langerhans leugnet das Vorhandensein der becherförmigen Organe. Ich glaube, dass meine Abbildungen hier für mich sprechen werden. Im Uebrigen sehe ich nicht ein, weshalb Langerhans seine an den Fransen des Velum beschriebenen Organe (Fig. 17) für Becherorgane erklärt, und die in seiner Abbildung jenen ganz gleichen hellen Zellgruppen (25 *a* u. *b*) nicht als solche gelten lassen will. Die Differenz in den Zellen (Fig. 16 *c* u. 25 *b*; erstere sind nicht in ganzer Ausdehnung gezeichnet) scheint mir nicht hinreichend ausgesprochen, um für die einen zu leugnen, was man für die anderen behauptet. Der Mangel willkürlicher Muskeln scheint mir principiell nicht dagegen zu sprechen. Im Uebrigen will ich, wie oben hervorgehoben, auf ihrer Natur als Geschmacksbecher nicht bestehen.

rechts liegenden, weit nach vorn reichenden Blinddarm, der als Leber gedeutet wird. Er endigt nach geradlinigem Verlauf in dem linksseitigen After.

Die Darmwand besteht nur aus zwei Schichten, der äusseren Bindegewebeschicht, und der inneren überall flimmernden Schleimhautschicht.

Es sind dieselben Schichten, die wir schon vom Kiemenkorb her kennen. Freilich macht sich hier ein auffallendes Verhalten geltend, indem beide Schichten nicht aneinander liegen, sondern durch einen Zwischenraum von einander getrennt sind. Ich glaube aber mit Sicherheit annehmen zu können, dass dieser nur ein Artefakt und beim lebenden Thiere nicht vorhanden ist. Ich schliesse dies daraus, dass erstens eine solche freie Lage des Schleimhautrohres kaum denkbar ist, dass ferner die Lamelle (*La*) sehr häufig dieselben Faltungen zeigt, wie das Schleimhautrohr, endlich daraus, dass die Gefässe (*G*) stets nach aussen prominiren, die innere Contour der Hülle niemals einbuchten.

Der Deutlichkeit halber beginne ich die Schilderung mit der Beschreibung der einfacheren Verhältnisse, die sich im Hinterdarm vorfinden, und schreite von hinten nach vorn weiter.

Fig. 30 gibt uns einen Schnitt durch den Darm hinter dem Porus. Das Darmrohr *D* wird umhüllt von der Bindegewebslamelle (*La*), welche ventral vier, dorsal zwei Gefässe (*G*) einschliesst. Es ist nicht direct an die Chordascheide angeheftet, sondern durch Vermittlung der dorsalen Gefässe. Fig. 23 zeigt einen Querschnitt dicht hinter dem Ansatz des Blinddarmes. Die dorsalen Gefässe sind verschwunden, statt dessen heftet sich der Darm jetzt mit seiner Rückenwand direct an die Chordascheide an. Die Lamelle (*La*) ist in diesem Bereiche nicht mehr erkennbar, doch umhüllt sie den übrigen Theil des hohen seitlich comprimirten Darmes in gewohnter Weise. Die ventral verlaufenden Gefässe haben sich getrennt, und liegen in halber Höhe des Darmes, dort, wo sich die zur Abtrennung des Blindsackes führende Einschnürung zeigt, die einen rechts, die anderen links. Sobald die Abschnürung stattgefunden hat, rückt der Blinddarm nach rechts hinauf, während zugleich der Querschnitt des eigentlichen Darmes sich bedeutend erhöht, und die ersten Querschnitte der Kiemenstäbchen nebst der Bauchrinne an seiner ventralen Kante auftreten. Beide ? Blutgefässpaare gehen auf den Blindsack über.

Genau an der Trennungsstelle von Darm und Blinddarm fand ich ein Organ, dessen Bedeutung mir räthselhaft geblieben ist. Es zeigte sich in Form eines Bläschens, dessen Wandungen von einer einfachen Schicht sehr hoher Cylinderzellen gebildet wurden (Fig. 23 *b* Dr_1). Die Zellen sind regelmässig radiär gestellt, und lassen in dem Organ eine Drüse vermuthen. Vergleichung des vorhergehenden und folgenden Schnittes lässt mich annehmen, dass wir es hier mit einer kleinen in den Darm mündenden Drüse zu thun haben.

Fig. 31 *a* Taf. VII zeigt einen Querschnitt, welcher schon den Ringmuskel des Afters getroffen hat.

Der Darm ist in die Länge gezogen und wird von der Bindegewebshülle umschlossen, welcher statt weniger starker eine grosse Zahl sehr zarter Blutgefässe (*B*) angelagert ist. Der Ringmuskel besteht aus zwei undeutlich von einander getrennten Schichten, einer inneren Ringfaserschicht und einer äusseren Schicht von Radialfasern, welche durch einspringende Bindegewebslamellen in radialstehende Muskelbündel getrennt sind.

Besondere Erwähnung verdient, dass von der inneren Schicht der Ringmuskulatur zarte Muskelbündel mit Durchsetzung der Leibeshöhle an die Hülle des Darmes treten. Einzig und allein im Sphincter ani ist es mir, wie oben hervorgehoben, gelungen, Kerne nachzuweisen.

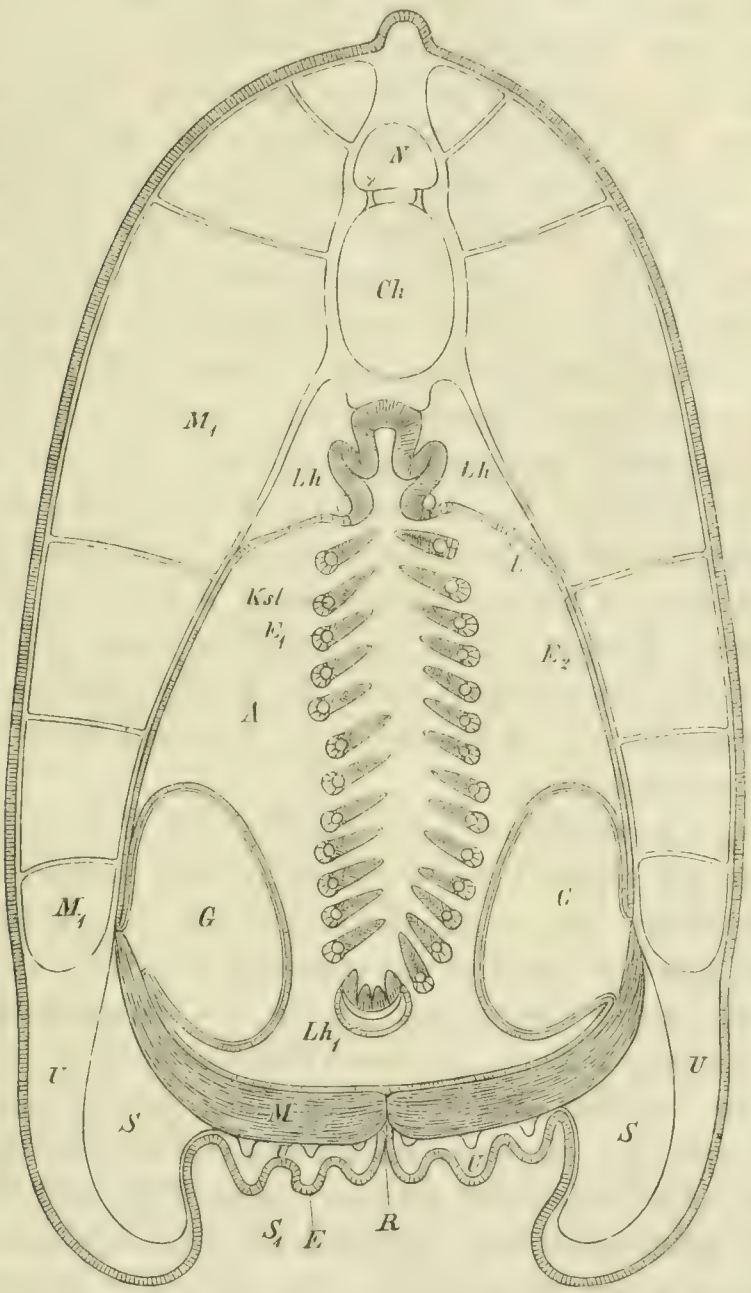
Der After liegt, wie bekannt, asymmetrisch an der linken Seite. Ich kann jedoch Stieda nicht beipflichten, welcher die Afteröffnung als bauchständig beschreibt und zeichnet. Sie liegt vielmehr, wie meine Fig. 31 *b* zeigt, in der medialen Seitenwand des Darmes, öffnet sich daher in den Spalt, welcher linksseitig von der Flosse heraufsteigt. Im Verhalten der Muskulatur ist kein Unterschied gegen vorher zu entdecken, wenn man nicht erwähnen will, dass die Radiärbündel an Ausdehnung gewonnen haben.

In Hinsicht des histologischen Baues des Darmes kann ich mich kurz fassen. Die Bindegewebshülle, viel zarter, als im Bereich des Kiemenkorbes, zeigt wie dort feine Streifung. Ihre Aussenwand ist mit Endothel bekleidet. Die Darmschleimhaut ist durch Stieda's Beschreibung hinreichend bekannt; sie zeigt keine bemerkenswerthe Eigenschaft, ausser ihrer Bekleidung mit Wimpern.

Als Kiemenhöhle des Amphioxus muss der grosse im Querschnitt hufeisenförmige Hohlraum aufgefasst werden, welcher nicht nur den Kiemenkorb, sondern auch den grössten Theil des Darmes umfasst.

Man kann daher eine innere und eine äussere Wand der Kiemenhöhle unterscheiden. Erstere umgibt den Kiemenkorb und den Darm, letztere legt sich an die Leibeswand an. Die Kiemenhöhle

Fig. 3.



A, Kiemenhöhle; *Ch*, Chorda; *E*, äusseres Epithel; E_1, innere Kiemenhöhlenwand; E_2, äussere Kiemenhöhlenwand; *G*, Sexualtaschen; *L*, obere Kiemenhöhlenwand; *Lh* u. Lh_1, Leibeshöhle; *M*, quere Bauchmuskulatur; M_1, Muskulatur des Stammes; *N*, Nervenhöhle; *R*, Raphe; *S*, Seitencanal; S_1, Bauchcanäle; *U*, Unterhautgewebe; *Kst*, Kiemenstäbe; ×, Schlitze der Chordascheide.

communicirt durch den Porus branchialis nach aussen. Hinter diesem letzteren jedoch reicht sie noch eine Strecke weit in das Schwanzende des Thieres hinein.

Der Holzschnitt Fig. 3, eine halbschematische Darstellung eines durch den Kiemenkorb geführten Querschnittes, zeigt uns die Kiemenhöhle (A) rings von Epithel umgeben. Die innere Wand der Höhle wird von dem durchbrochenen inneren Kiemenhöhlenepithel E_1 gebildet, die äussere Wand von dem äusseren Kiemenhöhlenepithel E_2. Beide setzen sich durch eine freie Epithellamelle L in Verbindung, welche man als dorsale Wand der Kiemenhöhle bezeichnen könnte, im Gegensatz zur ventralen Wand, welche die Bauchmuskulatur M bedeckt. Ausser diesem Raum A finden wir jedoch in dem ganzen, rückwärts von den ventralen Ausstrahlungen der äusseren Chordascheide, bauchwärts von der Quermuskulatur begrenzten, früher als Visceralhöhle gedeuteten Rohre, noch einige andere kleinere Räume, welche die Leibeshöhle repräsentiren. Erstens ein paariger beiderseits der Rückenrinne gelegener Raum Lh, zweitens ein unpaarer unter der Bauchrinne gelegener Lh_1, drittens wiederum ein paariger umfangreicher Cylinder G. Dieses an sich so einfache Verhalten der Kiemenhöhle und Leibeshöhle complicirt sich jedoch im Bereich des Kiemenkorbes in höchst merkwürdiger, durch zwei Factoren bedingter Weise. Erstens durch die Anheftungslinie der Lamelle L am Kiemenkorb, oder besser durch die Uebergangslinie des oberen Kiemenhöhlenepithels L in das innere E_1, zweitens durch die schräge Lage der Kiemenstäbchen.

Die obere Kiemenhöhlenwand L befestigt sich nicht in einer geraden Längslinie an dem oberen Theil des Kiemenkorbes, sondern in einer gezähnten Bogenlinie, wie es der Holzschnitt Fig. 2 pag. 121 darstellt, auf welchem dieselbe punctirt eingezeichnet ist. Die Uebergangslinie verläuft theils nahe dem oberen Rande des Kiemenkorbes, theils, eine tiefe Duplicatur bildend, auf einem Kiemenstäbchen, und zwar letzteres stets nur auf den alternirend liegenden, gabelig endenden. So bildet denn natürlich die obere Kiemenhöhlenwand eine Reihe in die Kiemenhöhle einschneidender Arkaden, deren Zahl halb so gross ist, als die der Kiemenstäbchen, und welche stets zwei aufeinanderfolgende Kiemenspalten überwölben. Joh. Müller hat dieses Arkadensystem schon gesehen, und das dasselbe bildende »zipflige Band« als Ligamentum denticulatum bezeichnet. Da nun die Kiemenstäbchen sehr schräg liegen, erhalten wir das Bild von dachziegelförmig untereinander geschobenen Aussackungen oder Taschen der Kiemenhöhle, ein Bild, wie es die Fig. 33 Taf VII [1]) wiedergibt, und

[1]) Wie die Figg. 34 u. 35, welche zur Illustration dieses merkwürdigen

wie man es erhält, wenn man durch einen Medianschnitt die Kiemenhöhle öffnet, die Geschlechtsorgane fortpräparirt, und die Leibeswand ausspannt oder abschneidet. Noch deutlicher wird die mit Hülfe mehrerer Präparate construirte Fig. 35 sein. Sie stellt den freigelegten, oberen Theil des Kiemenkorbes dar; die obere Wand der Kiemenhöhle L, welche dachlukenartig je zwei Kiemenspalten überwölbt, musste, um den Apparat freilegen zu können, durchschnitten werden. Die Schnittlinie ist wellig gebogen. Hier erkennen wir deutlich das Wechselverhältniss zwischen Leibeshöhle (über dem Dach) und Kiemenhöhle. Die schmalen, mehr spaltförmigen Taschen der ersteren greifen in die breiteren, gewölbten der letzteren ein. Fig. 34 endlich zeigt uns, in einer gleichfalls construirten Abbildung den weiteren Verlauf der oberen Kiemenhöhlenwand, und ihren Uebergang auf die Leibeswand. Die wellenförmige Schnittlinie entspricht der gleichen auf Fig. 35. Diese Abbildungen werden besser, als viele Worte die Verhältnisse veranschaulichen; ich kann demnach jetzt zur Betrachtung eines Querschnittes übergehen.

Bei einem solchen fällt es nun (cf. Fig. 16 u. 32 auf, dass die Lamelle L, d. h. die obere Kiemenhöhlenwand nicht von dem untersten der zusammenhängenden Kiemenstäbchen (Kst_1) direct an die Leibeswand übertritt, sondern nach ihrer Anheftung dort, mit Ueberspringung eines Kiemenstäbchens, wieder zurückkehrt, oder ohne die Anheftung zu erreichen denselben Rückweg macht. Erst von dem zweiten freien Stäbchen aus tritt sie nun definitiv an die Leibeswand, oder sie macht, was häufiger ist, dieselbe Bewegung noch einmal, ja selbst zum drittenmale. Wir erhalten so das auf Fig. 32 dargestellte Bild, ein Bild, welches auch STIEDA gesehen und in seinen Figuren 3 und 4 gezeichnet hat; freilich hat er nicht einmal den Versuch gemacht es zu erklären[1]). Nach meiner obigen Auseinandersetzung ist das leicht.

Ein in der Richtung γ—γ durch den Kiemenkorb gelegter Querschnitt[2]) (cf. Fig. 35) trifft successive eine Reihe von Taschen; die

---

»Arkadensystems« bestimmt sind, so ist auch diese in der Weise unnatürlich, als die Kiemenstäbchen viel zu weit auseinander liegen.

[1]) Auch hat er die Zwischenstäbchen übersehen.

[2]) Die Linie γ—γ ist absichtlich nicht senkrecht, sondern schräg von hinten nach vorn gezogen, um für den Querschnitt den Fehler auszugleichen, welcher durch den unnatürlich weiten Abstand der Stäbchen von einander bedingt wird. Fig. 32 ist in der That genau das Bild, welches der Schnitt γ—γ in Fig. 35 liefern würde.

obersten sind kleiner, die unteren grösser (Fig. 32 A_1 u. A_2); sie stehen nicht mit einander direct in Verbindung, sondern nur durch Vermittelung der Kiemenhöhle; sie sind durch die Taschen der Leibeshöhle (*Lh*) getrennt. Vom Lumen des Kiemenkorbes her ist jede durch zwei Kiemenspalten zugänglich. Durch Injection vom Kiemenkorb aus werden die mit der Kiemenhöhle *A* in Verbindung stehenden Taschen A_1 u. A_2 gefüllt, niemals die Leibeshöhle. Wem dies nicht ein hinreichender Beweis sein sollte, dem kann ich noch folgenden bieten: Bei vollkommen geschlechtsreifen, kurz vor der Entleerung der Eier stehenden, Weibchen findet man oft die Kiemenhöhle vollgestopft mit Eiern. Nicht nur im ventralen Theil derselben findet man sie, sondern auch weit oben, ja sogar im Lumen des Kiemenkorbes selbst. Natürlich könnten sie sich dann auch in den beschriebenen taschenförmigen Ausstülpungen finden, und in der That habe ich sie auch hier auf Querschnitten mehrfach getroffen, das spaltförmige Lumen des Sackes auftreibend. Ein merkwürdiges Verhalten zeigt der Kiemenstab Kst_2 Fig. 32; von seinem oberen Rande geht eine Epithellamelle ab, welche schleifenförmig in die Kiemenhöhle hineinragt, und sich dann am unteren Rande befestigt. Er unterscheidet sich dadurch wesentlich von dem vorausgehenden und den nachfolgenden Stäben, deren Aussenfläche das innere Kiemenhöhlenepithel eng anliegt. Dieses Bild zeigt sich sehr häufig, aber stets nur an dem Stab, welcher als zweiter auf jenen folgt, von welchem die obere Kiemenhöhlenwand *L* definitiv auf die Leibeswand übergegangen ist. Dieser Stab ist also stets ein unten gegabelter. Fig. 35 Taf. VII wird uns auch hierüber Aufschluss geben. Der letzte von γ—γ getroffene, mit Kst_2 bezeichnete Kiemenstab wird von der Linie tiefer geschnitten, als die vorhergehenden, und hierin eben liegt die Erklärung. Der Schnitt hat die Duplicatur der Lamelle *L* in einer Höhe getroffen, wo sie sich gerade erst von dem Kiemenstäbchen abgehoben hat. Der von der Lamellenschleife abgegrenzte Hohlraum ist demnach ein Durchschnitt durch einen herabragenden Zipfel der Leibeshöhle. Horizontale Längsschnitte durch die Kiemenhöhle gelingen nur selten in befriedigender Weise. Sie bestätigen aber meine obige Auseinandersetzung vollkommen. In der Richtung δ—δ geführt, also unterhalb des Arkadensystems zeigen sie sämmtliche Kiemenstäbe in gleicher Weise durch das innere Kiemenhöhlenepithel bekleidet; in ε—ε geführt geben sie das Bild Fig. 1 (Holzschnitt). Jeder Gabelstab trägt eine Epitheldupli-catur, wie der Stab Kst_2 in Fig. 32; in ζ—ζ endlich gelegt (cf.

Holzschnitt Fig. 5, weisen sie denselben Verlauf der Lamelle *L* auf, wie im oberen Abschnitt der Fig. 32. Die Erklärung hierfür gibt letztere Figur selbst in so einfacher Weise, dass ich wohl nichts mehr hinzuzufügen brauche [1]).

Verfolgen wir die Kiemenhöhle nach vorn hin, so sehen wir, dass sie sich dicht hinter dem Muskel des gefransten Ringes herabsenkt, ganz in Uebereinstimmung mit der oben pag. 121 geschilderten Erniedrigung der Kiemenspalten (vergl. die Figg. 16 *a* und *b*).

Fig. 4.

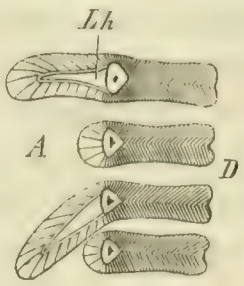
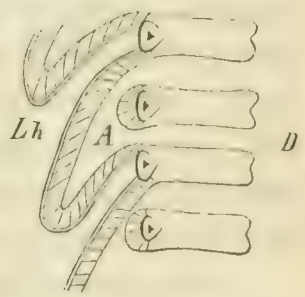


Fig. 5.



A. Kiemenhöhle; *Lh.* Leibeshöhle; *D.* Darmlumen.

Ganz vorn, nahe ihrem Erlöschen, ist die Kiemenhöhle sogar paarig (Fig. 16 *a*), indem die Epithellamelle von der queren Bauchmuskulatur abbiegend an den seitlichen Rand der dachförmig erhobenen Bauchrinne tritt, und continuirlich in das Schleimhautepithel derselben übergeht. Es wäre indess auch nicht unmöglich, dass dieses Bild nur das Resultat eines schief, von hinten nach vorn, geführten Querschnittes ist.

Einfacher als hier gestaltet sich die Ausdehnung der Kiemenhöhle, d. h. der Verlauf der Epithellamelle *L*, im hinteren Körperabschnitt.

Vom letzten Gabelstäbchen aus schlägt sich die Lamelle, wie J. Müller beobachtet und auf Taf. V Fig. 2 ganz richtig gezeichnet hat, mit ihrer oberen Wand nach oben hinauf, und legt sich, die paarige Leibeshöhle völlig verdrängend, an die Chordascheide resp. die von ihr ventral ausstrahlende Lamelle sch_1 an, zugleich hebt sich das innere Kiemenhöhlenepithel E_1 von der Bindegewebshülle des Darmes ab, und bildet so eine den letzteren umfassende Schlinge, die fälschlich von Stieda als Peritoneum aufgefasst worden ist. Wir erhalten somit das in Fig. 22 Taf. VI wiedergegebene Bild. An der Form der Kiemenhöhle ist keine wesentliche Veränderung eingetreten, aber die Leibeshöhle *Lh* hat ihre Gestalt und Lage geändert. Der paarige Theil ist verschwunden, und dagegen hat der kleine,

1) Denn da die Stäbe nahezu in einem Winkel von 45° geneigt sind, muss Längs- und Querschnitt ziemlich gleiche Bilder geben.

unpaare, früher unter der Bauchrinne gelegene Abschnitt (Lh_1 Fig. 14) sich zu einem den Darm cylinderförmig umfassenden Hohlraum (Lh) ausgedehnt, in welchem die Gefässe verlaufen. Bis zum Porus branchialis tritt keine weitere Veränderung ein. Die Kiemenhöhle mündet hier nach aussen, aber sie endigt nicht, wie man vermuthen würde. Quatrefages gibt an, dass sich hinter dem Porus die Leibeswand so eng um den Darm lege, dass die Leibeshöhle verschwinde. Dem gegenüber bestätigt sowohl Bert als Stieda die ältere Angabe J. Müller's, nach welcher die Leibeshöhle bis an den After reichen soll. Ich kann versichern, dass nicht nur die Leibeshöhle weiter nach hinten reicht, sondern dass auch die Kiemenhöhle sich merkwürdigerweise noch fast bis zum After nach hinten ausdehnt.

Nach den Figuren 17 u. 18, welche Querschnitte durch den Porus darstellen, folgt Fig. 27. Wir sehen, dass das untere Kiemenhöhlenepithel (E_2), welches bis dahin der Bauchmuskulatur eng auflag (über die histologische Veränderung desselben werde ich später sprechen), sich jetzt, nach Verschwinden der Muskulatur, von der Leibeswand abhebt. Diese Abhebung geschieht in einer Ausdehnung, welche durch den Abstand zweier Blutgefässe (B) bestimmt wird. Es entsteht dadurch ein ventraler Raum (Lh) der, wie wir weiter sehen werden, der Leibeshöhle zugehört. Fig. 19 zeigt uns diese Abhebung der Lamelle im Längsschnitt. Fig. 28 ist ein kurz nach 27 folgender Querschnitt, der uns zur Fig. 30 hinüberleitet, auf welcher die Kiemenhöhle in ihrer ganzen Ausdehnung gegeben ist. Während sonst keine wesentliche Veränderung zu bemerken ist, fällt es auf, dass die Kiemenhöhle angefangen hat asymmetrisch zu werden. Sie hat sich auf der linken Seite herabgezogen, während sie rechts unverändert blieb. Diese Herabziehung schreitet schnell weiter vor, bis sie das linksseitige Blutgefäss erreicht. Da plötzlich löst sich die zu einer Doppellamelle zusammengeschrumpfte Kiemenhöhlenwand ganz ab, und hängt nun (Fig. 31) als Falte in die nunmehr zu einem grossen Raum zusammengeflossene Leibeshöhle (Lh) hinein. Nun beginnen auch rechterseits die beiden Wände der Kiemenhöhle sich aneinanderzulegen, die Reduction geht immer weiter, und endlich, kurz vor dem After, ist der Raum A überhaupt verschwunden.

Das Verhältniss der Leibeshöhle zur Kiemenhöhle ist daher, wie wir gesehen haben, ein sehr wechselndes.

Die Leibeshöhle ist weit ausgedehnt im vordersten Abschnitt des Kiemenkorbes, im mittleren wird sie durch die Kiemenhöhle auf einige getrennte Räume beschränkt, deren grösste die Geschlechts-

organe aufnehmen. Kurz vor dem Porus verschwinden diese, nachdem schon vorher, am Ende des Kiemenkorbes, die Leibeshöhle durch Umfassung des Darmes an Ausdehnung gewonnen hat. Hinter dem Porus vergrössert sich nun ihrerseits die Leibeshöhle auf Kosten der Kiemenhöhle.

Ich habe den Blinddarm oben ganz aus dem Spiel gelassen, und sehe mich daher genöthigt, jetzt noch einige Worte über denselben zu sagen. Er zeigt ganz das Verhalten des Darmes selbst. Er wird von einem cylindrischen Hohlraum, der Leibeshöhle, umgeben, welche ihrerseits nach aussen von einer gleichfalls cylindrischen Lamelle, der Kiemenhöhlenwand umfasst wird. Der ganze Apparat ist nichts als eine Ausstülpung aus dem Darm, an welcher sich jedoch nicht nur dieser, sondern auch die ihn eng umschliessende innere Kiemenhöhlenwand betheiligt. Es geht das zur Evidenz aus der Entwicklungsgeschichte hervor; denn bis zum Schluss der Bauchfalten, dem Vorgang, durch welchen die Kiemenhöhle gebildet wird, existirt nach übereinstimmenden Angaben aller Beobachter der Blinddarm noch nicht. Ein ebenso secundärer Vorgang ist die Bildung des hinter dem Porus sich fortsetzenden Abschnittes der Kiemenhöhle. Auch dies geschieht erst nach Schluss der Bauchfalten, also nach Ueberführung der Larve in die entwickelte Form.

Die Wand der Kiemenhöhle wird überall gebildet von einem einschichtigen Cylinderepithel und der dieses tragenden Bindegewebshaut. Letztere ist überall sehr dünn, und zeigt sich völlig homogen; wo sie sich an andere bindegewebige Organe anlegt, verwächst sie mit diesen so innig, dass man keine Grenze mehr erkennen kann; an der inneren Wand der Bauchmuskulatur bleibt sie unterscheidbar. Wie das Epithel continuirlich in das Epithel der Oberhaut übergeht, so auch die Bindegewebshaut in die Cutis.

Das Kiemenhöhlenepithel besitzt grosse Aehnlichkeit mit dem Epithel der Oberhaut. Wie dieses, ja noch mehr als dieses, ist es oft pigmentirt, besonders im Bereich der Kiemenstäbchen.

Die Grösse der einzelnen Zellen schwankt zwischen Grenzen, die nicht viel weiter auseinander liegen, als bei dem Oberhautepithel.

Am Kiemenkorb sind die Epithelzellen hochcylindrisch, stark lichtbrechend; ihr Kern liegt nahe der Basis. In der Mittellinie des Stäbchens sind die Zellen, cf. Fig. 21 *b* Taf. VI, am höchsten, nach dem vorderen und hinteren Rande zu flachen sie sich ab und gehen in das Schleimhautepithel über. Von gleicher Gestalt sind die Zellen im Bereiche des Arkadensystems. Die Höhe derselben ist 0,015—0,02.

Viel niedriger sind die Zellen der inneren Kiemenhöhlenwand im Bereich des Darmes. Hier erreichen sie höchstens die Höhe von 0,005, zeigen also im Querschnitt kubische oder gar platte Gestalt. In derselben Form begegnen wir dem Epithel an der ganzen äusseren Kiemenhöhlenwand, mit Ausnahme einiger Stellen, an welchen es eine eigenthümliche Umwandlung erlitten hat.

Schon J. Müller beschreibt, dass er am respiratorischen Theil der Bauchhöhle mehrere von einander getrennte, drüsige Körperchen gesehen habe, in denen er die Nieren vermuthet. Aber er hat diese Organe bei der Zergliederung nicht wieder auffinden können. Er gibt auch auf Taf. I Fig. 3 eine gute Abbildung derselben.

Quatrefages (l. c. pag. 207) bestätigt die Existenz dieser Gebilde, ohne sie näher zu untersuchen.

W. Müller[1]) erst gibt eine detaillirtere Beschreibung. Er bemerkt an der Ventralseite des Bauchfelles jederseits drei leistenförmige Längserhebungen des Epithels, welche um so höher sind, je älter das Thier ist. Gegen den Porus hin seien sie am höchsten, nach vorn hin flachen sie sich ab, im Niveau des Leberabganges seien sie verstrichen.

Auch Stieda sind diese Organe nicht entgangen. Er gibt eine kurze Beschreibung derselben auf pag. 57, ohne in ihnen die von J. und W. Müller geschilderten Körper zu erkennen. Er hält sie für die ersten Anlagen der Geschlechtsorgane, die schon von J. Müller (l. c. pag. 103) bemerkt seien. Aber diese Identificirung ist falsch, indem J. Müller an jenem Orte in der That die ersten Anlagen der Geschlechtsorgane beschrieben hat, welche aber an einer ganz anderen Stelle zur Entwicklung kommen.

Beide zuletzt genannten Autoren haben deshalb J. Müller's Angaben nicht verstanden, weil sie, wie es scheint, das fragliche Organ nur an Querschnitten studirt haben. Sie beschreiben daher Epithelstreifen, während J. Müller ganz richtig getrennte Körperchen schildert. W. Müller geht sogar soweit, die von J. Müller auf das deutlichste abgebildeten Organe für Parasiten zu erklären! Dem gegenüber muss ich auf das bestimmteste versichern, dass die von W. Müller beschriebenen Organe identisch mit den von J. Müller entdeckten sind. Nur ist es dem ersteren Forscher nicht gelungen, sich eine richtige Vorstellung von der Form und Lage der betr. Organe zu erwerben.

[1]) W. Müller, Das Urogenitalsystem des Amph. u. d. Cyclost. Jenaische Zeitschr. IX. pag. 94.

Wenn man bei einem geschlechtsreifen Thier die quere Bauchmuskulatur herauspräparirt, so bemerkt man, dass dieselbe auf der Strecke vom Porus bis in die Höhe des Leberansatzes innen mit einer grösseren Zahl bohnen- oder nierenförmiger Körperchen besetzt ist, deren grösster Durchmesser der Längsachse des Thieres parallel läuft Sie sind in der Mitte ganz unregelmässig vertheilt, nur an den Seiten sind sie in einer Längslinie angeordnet und bilden hier, namentlich bei solchen Thieren, die kurz vor der Ausleerung ihrer Geschlechtsproducte stehen, fransenartig nach innen vorspringende Wülste. Je näher dem Porus, um so dichter stehen auch die Körperchen, und genau vor demselben drängen sie sich oft ganz dicht aneinander. Auf dem Querschnitt erhalten wir daher Figuren, wie sie meine Abbildungen 17 u. 22 zeigen.

Das äussere Kiemenhöhlenepithel hat sich aus der gleichmässigen Lage, welche es auf Fig. 22 an der Raphe zeigt, in mehreren Wülsten erhoben, indem sich zugleich seine Zellen beträchtlich erhöht haben. Die einzelnen Zellen stehen schräg nach innen gerichtet, sie erniedrigen sich nach der Seite zu. An der Ansatzstelle der Muskulatur des Bauches an der Körperwand biegt das Epithel in einer Duplicatur ab, um die mächtigen Geschlechtsorgane zu umkleiden. Sind letztere, wie hier, stark entwickelt, so werden beide Epithelwände eng an einander gedrängt, ohne jedoch zu verschmelzen, und beide, sowohl N_1 als N, zeigen, allerdings letztere viel auffallender, eine Erhöhung des Epithels. Auf einem Schnitt durch den vorderen Rand des Porus zeigen sich diese Epithelwülste (cf. Fig. 17) noch viel deutlicher: sie ragen sogar noch etwas über den Rand in den Porus hinein.

Präparirt man nun einen Theil des unteren Kiemenhöhlenepithels mit den bohnenförmigen Körperchen von der Bauchmuskulatur ab, was ziemlich leicht geht, und betrachtet das Flächenbild von der Kiemenhöhle aus, so erhält man, je nach der Einstellung des Tubus, verschiedene Ansichten.

Bei hoher Einstellung erblickt man das Bild Fig. 37 *a*. Es zeigt sich eine Platte, bestehend aus hellen, blasigen, polygonalen Zellen, mit scharfgezeichneten Rändern und Ecken. In letzteren erkennt man an Tinctionspräparaten intensiv gefärbte Kerne. Bei tiefer Einstellung zeigt sich Fig. 37 *b*. Das Bild ist vollkommen verändert. Die polygonalen Zellen drängen sich bienenwabenähnlich an einander. Ihr Inhalt scheint dunkler und körniger. Etwas excentrisch liegt ein grosser, dunkler, aber doch nur wenig gefärbter

Kern. Fig. 37 *c* endlich gibt einen Querschnitt durch den Epithelwulst. Man erkennt auf der homogenen schmalen Bindegewebslamelle hohe kegelförmige Zellen mit grossem, rundem oder elliptischem, schwach gefärbtem Kern nahe der Basis, zwischen den Köpfen dieser Zellen aber andere, spindelförmige, intensiv gefärbte Kerne.

Ein Zerzupfungspräparat belehrt uns darüber, dass wir es hier mit zwei verschiedenen Formen von Zellen zu thun haben, mit grossen, polygonalen, kegelförmigen, und mit zarten fadenförmigen. Die ersteren (Fig. 37 *d*) sind hell, von feinkörnigem, sich nicht merklich färbendem Protoplasma erfüllt. Ihre Höhe ist 0,028 bis 0,036, ihre grösste Breite 0,006 bis 0,008, ihr Kern 0,003 bis 0,004 Mm. Nahe ihrem Kopfe zeigen sie eine Einbuchtung, in welche die sich intensiv färbenden, spindelförmigen Kerne der fadenförmigen Zwischenzellen eingepasst sind. Letztere sind eben so lang als jene, ihr Kern aber nur halb so breit, als dort.

Hiernach erklären sich sowohl die Flächenbilder, als die Querschnitte, auf welchen sich die Kerne der schmalen Zellen am deutlichsten markiren.

Da Uebergangsformen nicht fehlen, so ist man wohl berechtigt anzunehmen, dass die schmalen Zellen durch Verlust ihres Protoplasma aus den ersteren hervorgegangen sind. Ich möchte sie für nicht mehr functionirende Zellen halten, welche vermuthlich später ganz zu Grunde gehen, um anderen Platz zu machen; allerdings dürfte die Regelmässigkeit in ihrer Anordnung gegen diese Deutung sprechen. Hasse[1] bemerkt am Schlusse seiner Untersuchung über das Auge des Amphioxus, er habe an den fraglichen von W. Müller als Nieren gedeuteten Epithelien, eine Deutung, der er sich vollkommen anschliesse, Spuren einer Streifung und somit einer Zusammensetzung gesehen, wie Heidenhain sie an den Nierenepithelien beobachtet habe. Obgleich mir diese Beobachtung nicht gelungen ist, so möchte ich trotzdem nicht dagegen sprechen. Es ist wohl möglich, dass besondere Behandlungsweise dieses Verhalten kenntlich macht.

Was die Deutung des Organes angeht, so lässt sich glaube ich nicht verkennen, dass man es mit Drüsen zu thun hat, und ich möchte mit Müller in ihnen Nieren sehen, harnabsondernde Drüsenzellen, welche sich aus Zellen des Oberhautepithels entwickeln. Wir würden es demnach in den Nieren des Amphioxus mit Hautdrü-

[1] Dieses Jahrbuch Band I pag. 282.

sen zu thun haben. An eine Homologie mit den Nieren der anderen Wirbelthiere ist nicht wohl zu denken.

Eine genauere Kenntniss der **Geschlechtsorgane** verdanken wir erst STIEDA und W. MÜLLER, doch bezieht sich das nur auf die histologischen Details: was den makroskopischen Bau betrifft, so müssen auch hier die Darstellungen RATHKE's und J. MÜLLER's hervorgehoben werden. Letzterer beschreibt zuerst die Eier, KÖLLIKER [1]) zuerst die Samenfäden des Amphioxus. W. MÜLLER's Untersuchungen verdienen besondere Berücksichtigung, da sie, an verschieden alten Exemplaren angestellt, uns einen Einblick in die Entwicklung der Geschlechtsorgane gewähren.

Er beschreibt die erste Anlage der Genitalorgane »in Form einer Anzahl getrennter Zellhaufen, welche auf beiden Seiten alternirend gerade vor der Vereinigungsstelle der Rumpf- und Bauchmuskulatur unter dem Peritonaeum liegen. Die Zellenhaufen hatten einen annähernd eiförmigen Querschnitt mit dorsalwärts gerichtetem schmäleren Ende«. Das Bauchfell ging continuirlich über diese von einem dünnen bindegewebigen Ueberzug umkleideten Körper fort. Die reifen Organe unterschieden sich von jenen hauptsächlich durch die Volumvergrösserung.

Die jüngste Form der Geschlechtsorgane, die ich überhaupt zu sehen bekommen habe, ist auf einem Querschnitt in Fig. 36 Taf. VII abgebildet. Das Organ ist etwas weniger entwickelt, als das, welches W. MÜLLER auf Taf. V Fig. 5 wiedergibt.

Das äussere Kiemenhöhlenepithel E_2, welches die von der Chordascheide abgehende Lamelle sch_1 bekleidet, sowie die quere Bauchmuskulatur M bedeckt, hat sich in einer kurzen bis zur Ansatzstelle der letzteren an sch_1 reichenden Strecke abgelöst, und ragt in die Kiemenhöhle hinein. Es spaltet so einen Hohlraum ab, welcher überall mit Endothel ausgekleidet ist. Etwas über der Mitte der freihängenden Wand verläuft ein Blutgefäss B. Diesem nahe angepresst liegt ein bläschenförmiger Körper; seine Wand wird gebildet durch eine äussere Bindegewebslamelle und ein inneres Epithel. Letzteres ist im Allgemeinen einschichtig, nur an einer Stelle liegen kleinere runde Zellen demselben auf. Das Aussehen der Zellen dieses Organes zeigt grosse Aehnlichkeit mit den Epithelzellen der Kiemenhöhle. Nur die grössere Höhe und mehr blasenförmige Ge-

[1]) MÜLLER's Arch. f. Anat., Phys. etc. 1843 pag. 32.

stalt unterscheiden es von jenem, das in dieser Gegend überhaupt höher und blasiger ist als sonst. Das Säckchen ist mit einem kurzen Stiel an die Kiemenhöhlenwand geheftet, und hier an seiner oberen etwas zugeschärften Wand war die Uebereinstimmung beider Epithelien geradezu auffallend.

Stieda hat (l. c. pag. 55) ein junges Ovarium von demselben einfachen Bau beschrieben. Woher stammt dasselbe? Aus welchen Zellen entwickelt sich das Epithel des jungen Eierstockes? Es liegen nur zwei Möglichkeiten vor. Entweder stammt es aus einer besonderen, an der Leibeshöhlenwand gelegenen, primitiven Anlage, die vielleicht aus einer Umwandlung des Endothels hervorgegangen ist, oder aus dem Epithel der Kiemenhöhle. Was erstere Annahme betrifft, so muss ich hervorheben, dass ich nie ein Bild erhalten habe, welches diese Zurückführung erlaubte. Freilich habe ich auch nur ein Exemplar, welches noch kleiner war als jenes, dem der Schnitt Fig. 36 entnommen ist, zu untersuchen Gelegenheit gehabt. Dieses eine aber zeigte keine Spur von Geschlechtsorganen. Die Wand des entsprechenden Kiemenhöhlenabschnittes zeigte dagegen die characteristische Erhöhung des Epithels, und zuweilen in die Leibeshöhle hineinragende Falten, theils über, theils unter dem Blutgefäss, aber stets in dessen nächster Nähe. Alles dies spricht eher für die Ableitung der Organe aus dem Epithel der Kiemenhöhle.

Ich muss diese Frage offen lassen, denn ich halte meine Beobachtungen für zu lückenhaft und ungewiss, um mich zu einem bestimmten Urtheil in einer gerade jetzt so äusserst wichtigen Frage zu berechtigen. Doch habe ich es für meine Schuldigkeit gehalten, die Aufmerksamkeit anderer auf diesen Punct hinzulenken [1]).

Was die entwickelten Organe, Hoden und Eierstock, betrifft, so bin ich nicht im Stande den ausführlichen Beschreibungen von Stieda und W. Müller etwas Wesentliches hinzuzusetzen. Nur muss ich letzterem gegenüber die Existenz eines Vas deferens leugnen.

Am entwickelten Ovarium lässt sich (cf. Fig. 22) noch recht gut die ursprüngliche Form eines Sackes mit einschichtiger Wandung erkennen. Wenn man den immer noch reihenweis angeordneten Eiern folgt, so ist man im Stande das ganze Organ auf die Form eines mehrfach und regelmässig gefalteten Sackes zurückzuführen.

---

[1]) Man vergleiche hier die genaue Detailschilderung Langerhans', die leider auch keine Entscheidung bringt, aber sonst unsere Kenntniss vom Bau der Geschlechtsorgane des Amphioxus sehr wesentlich fördert.

Die Zahl der Säcke ist verschieden, je nach dem Alter des Thieres, sie haben auch in der Mitte des Körpers einen grösseren Durchmesser, als vorn und hinten.

Haben die Organe die höchste Stufe ihrer Entwicklung erreicht, so drängen sie sich eng aneinander (Fig. 22), oder, im vorderen Körperabschnitt, an den Kiemenkorb. Dadurch wird ein ventraler Abschnitt (*Ur*) von dem Hauptraum der Kiemenhöhle abgeschlossen, welcher einen Canal bildet und zur Aufnahme und Fortleitung sowohl der Geschlechtsproducte, wie auch eventuell — falls die Zellgruppen wirklich Nieren sind — des Harns, wohl geeignet scheint, auch oftmals mit Geschlechtsproducten gefüllt gefunden wird.

Es ist bekanntlich immer noch eine offene Frage, wie letztere nach aussen gelangen. Denn der Beobachtung Quatrefages' nach, welcher dieselben in die Leibeshöhle (also Kiemenhöhle) hineinfallen und aus dem Porus austreten sah, steht die Angabe Kowalewsky's entgegen, welcher dieselben aus dem Munde ausgeworfen werden sah. W. Müller sucht beide Angaben in geschickter Weise zu vereinigen, indem er vermuthet, dass zur Laichzeit sich die Seitenfalten zu einem Canale abschliessen, in welchem die Geschlechtsproducte zugleich mit dem abströmenden Athmungswasser bis nahe unter den Mund gelangen würden. Dem lässt sich jedoch entgegnen, dass die Seitenfalten zu keiner Zeit weniger, als während der Laichperiode, im Stande sind unter der angeschwollenen und stark verbreiterten Bauchwand einen Canal abzuschliessen.

Die Vermuthung Haeckel's[1]), dass die merkwürdigen Seitencanäle als Leitungsapparate fungiren, ist sicher zurückzuweisen.

Ich schliesse mich der Ansicht Quatrefages' an, um so mehr, als dieselbe durch Bert, dessen Arbeit leider wenig bekannt zu sein scheint, vollkommen bestätigt wird. Bert sah, dass die Eier durch Platzen der Säcke in die Kiemenhöhle traten, dass die Wandung sich darauf wieder schloss, nachdem sich pigmentirte Granulationen gebildet hatten[2]). Er beschreibt endlich das Auswerfen des Sperma aus dem Porus.

Zur Entscheidung der Frage können meine Beobachtungen wenig beitragen. Ich fand die Eier in grosser Menge im ganzen Be-

---

[1]) Antropogenie pag. 306.

[2]) Noch in jüngster Zeit habe ich häufig Gelegenheit gehabt, diese dunkel pigmentirten Narben auf Querschnitten zu sehen. Stets war in diesem Falle die Geschlechtstasche ganz oder grösstentheils entleert.

reich der Kiemenhöhle; ich fand aber auch einzelne, sowohl zwischen den Kiemenstäben, als im Lumen des Kiemenkorbes selbst.

Bestätigt sich QUATREFAGES' Angabe, wie zu vermuthen ist, so würde die Kiemenhöhle ferner noch die Rolle eines Samen-Ei- und Harnleiters übernehmen.

Das Gefässsystem des Lanzettfisches ist mit Erfolg nur an frischen Thieren zu untersuchen; ich glaube daher um so eher von der Beschreibung einiger Einzelheiten absehen zu können, als gerade hierüber uns sorgfältige Darstellungen J. MÜLLER's und QUATREFAGES' zu Gebote stehen.

Das wichtigste Resultat der vorliegenden Untersuchungen ist ohne Zweifel die Klarlegung des Verhältnisses von Leibeshöhle zu Kiemenhöhle. Nach Feststellung des ganzen Verlaufs der Kiemenhöhlenwand ist es möglich, diese beiden Räume, welche bis jetzt immer zusammengeworfen wurden, zu trennen. Denn wenn auch mehrfach, namentlich durch LEUCKART und PAGENSTECHER und KOWALEWSKY darauf aufmerksam gemacht worden ist, dass die durch Schluss der so auffälligen Seitenfalten der Larve entstandene Höhle Kiemenhöhle sei, so fand doch diese Ansicht keine Anerkennung, weil man in eben dieser Höhle auch die Geschlechtsorgane liegen sah, und weil niemand im Stande war, an der Hand der Entwicklungsgeschichte den in dieser Thatsache liegenden Gegenbeweis zu entkräften. Man wählte von zwei Uebeln das kleinste, und zog es vor, lieber das Athmungswasser durch die Leibeshöhle strömen zu lassen, als den Geschlechtsorganen, der Leber, ja dem Darm selbst eine Lage in der Kiemenhöhle anzuweisen.

Diese Ansicht, welche demnach dem Amphioxus eine im Thierreiche einzig dastehende Eigenthümlichkeit zuspricht, wurde zuerst durch J. MÜLLER zur Geltung gebracht und von QUATREFAGES angenommen. Somit stellten sich diese Beobachter in Widerspruch zu GOODSIR und RATHKE, welche unter gleichzeitiger Behauptung, dass der Kiemenkorb der Spalten entbehre, die betreffende Höhle nur als Leibeshöhle betrachtet hatten. Letzterer Ansicht schliesst sich unter allen neueren Autoren nur STIEDA an. Die übrigen ziehen insofern Vortheil aus den erwähnten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen LEUCKART's und PAGENSTECHER's sowie KOWALEWSKY's, dass sie die Existenz einer Kiemenhöhle angeben, über deren Gestalt und Lage sie jedoch im Unklaren sind.

Gegenbaur [1] sieht den das Athmungswasser führenden Hohlraum als eine Athemhöhle, den Porus als einen Porus branchialis an, bemerkt jedoch bei Schilderung der Geschlechtsorgane, dass diese sich an der Wand der Leibeshöhle entwickeln, in dieselbe frei hineinfallen und durch den Porus nach aussen gelangen. Letzterer müsste demnach auch mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen, würde also zugleich noch P. abdominalis und genitalis sein. Ebenso gibt Claus [2] die Verhältnisse an. Auch Haeckel [3] trägt nichts zur Klärung der Sachlage bei. Er lässt das Wasser durch die Kiemenspalten in einen Raum gelangen, den er als Kiemenhöhle bezeichnet, in welchem er jedoch (cf. die Abbildung Taf. VII. 13) auch die Geschlechtsorgane einzeichnet. Auch die Darstellung der Entwicklung des Amphioxus (l. c. pag. 330) ist nicht im Stande uns aufzuklären.

W. Müller nimmt, ohne genauer auf die Sache einzugehen, uralte Beziehungen der Leibeshöhle zu dem Kiemenapparat an, welche nur im Amphioxus erhalten sein sollen.

Stieda, der die Nichtexistenz der Kiemenspalten behauptet, kann daher auch keine Kiemenhöhle kennen; ja er leugnet sogar überhaupt die Existenz des Raumes, den ich für die Kiemenhöhle ansehe.

Huxley hat einen Versuch gemacht die Frage zu lösen und ist dabei zu folgenden Resultaten gelangt [4]. Er führt als das Bemerkenswertheste an, dass die Kiemenspalten sich in die Pleuroperitonealhöhle öffnen, was sonst bei keinem Wirbelthiere der Fall sei, und dass in dieser nun auch die Geschlechtsorgane zur Entwicklung kommen. Bei allen höheren Thieren, sagt Huxley, entstehe die Pleuroperitonealhöhle (Perivisceral cavity) durch Spaltung des Mesoblast, die sich jedoch nicht weiter nach vorn erstrecke, als bis an den letzten Kiemenbogen. Nun bilde sich bei den meisten Fischen ein Fortsatz des Integumentes, der nach hinten die Kiemenhöhle umfasse, und beim Frosch werde diese Opercularmembran so gross,

[1] Grundzüge der vergl. Anatomie 2. Aufl. 1870. pag. 805 u. 862.

[2] Grundzüge der Zoologie 1872 pag. 829.

[3] Anthropogenie pag. 302 u. 305.

[4] Dieselbe, in einem Vortrage vor der Linnaean society am 4. Decbr. 1874 niedergelegt und im Journal of Linn. Soc. Zool. XII. No. 59 pag. 199. 1875 abgedruckt, ist in der Nature Vol. IV No. 267 im Auszug reproducirt. Eine Uebersetzung dieses Artikels findet sich in einer der ersten Nummern dieses Jahrganges (1875) im Ausland. Ich kenne nur den Artikel in der Nature.

dass sie die ganzen Kiemen umschliesse und nur noch linkerseits eine Oeffnung, den Porus branchialis freilasse. Diesen so abgeschlossenen Raum stellt er dem Athemraum des Amphioxus mit vollem Rechte an die Seite, lässt sich jedoch durch die Verhältnisse bei letzterem Thier dazu verleiten ihn als Leibeshöhle anzusprechen, während er doch in der That nur ein durch eine Hautfalte umwachsener Aussenraum ist. Er kommt daher zu dem auffallenden Resultat, dass die Leibeshöhle bei den Froschlarven vorn durch Ueberwachsen einer Falte des Hautblattes gebildet wird, hinten aber durch Spaltung des Mesoblast. Ersterer Vorgang sei es nun, der bei Amphioxus die ganze Leibeshöhle bilde. Huxley wirft sogar die Frage auf, ob nicht Pericardium und Peritoneum aus dem Epiblast (Ectoderm) hervorgehen möchten, entsprechend dem Perithoracalsack der Ascidien; zuletzt gelangt er consequenterweise zu der Annahme, dass die Leibeshöhle der Vertebraten eine virtuelle Einstülpung des Epiblast sei, dass also eine wirkliche Homologie bestehe zwischen dem Porus branchialis des Amphioxus und den Pori abdominales der Selachier einerseits, andrerseits aber auch dem Porus branchialis der Froschlarven.

In ganz anderer Weise greift in allerjüngster Zeit Ray Lankester[1] die Frage an. Im Juliheft des Quarterly Journal of microscopical Science pag. 257 publicirt derselbe die hauptsächlichsten Resultate, welche einer seiner Schüler durch Untersuchung des Amphioxus gewonnen hat, und knüpft daran einige Bemerkungen über deren Bedeutung. Die Ergebnisse der Untersuchung bestätigen meine im Januarheft der Sitzungsberichte niedergelegten Resultate, welche Lankester unbekannt geblieben zu sein scheinen, vollkommen. In der ganzen Arbeit findet sich nur eine Angabe die ich nicht gemacht habe, dagegen mehrere unrichtige Darstellungen. Erstere betrifft die Auffindung von pigmentirten Canälen in der Nähe der Blindsackbasis, welche Ray Lankester als Nieren deutet. Letztere betreffen die genauere Schilderung des sog. Arkadensystems, das Verhältniss der Mundhöhlenwandung, die sog. hyoidean apertures, endlich die Chorda.

Was die pigmentirten Canäle angeht, so muss ich gestehen, dass ich niemals etwas dem ähnliches gesehen habe, weder unter meinen Schnitten, noch unter den zahlreichen Präparaten, welche ich

[1] Die betreffende Arbeit habe ich mir erst im September verschaffen können, nachdem ich von meiner erfolglosen Reise nach Helgoland zurückgekehrt war.

fast täglich zu durchmustern Gelegenheit habe. Auf das von mir gefundene räthselhafte Organ (cf. pag. 130) an der Blinddarmbasis kann ich die Beschreibung nicht beziehen, und ich neige am ehesten zu der Ansicht, dass hier eine Verwechselung mit den Blutgefässen vorliegt, welche an der betreffenden Stelle ihre Lage in einer mir unbekannten Weise verändern und leicht zu Täuschungen Anlass geben können.

Diese Canäle aber scheinen es vornehmlich gewesen zu sein, welche Ray Lankester zu der folgenden Betrachtung Anlass gaben, indem er sich auf die eben dargestellte Auffassung Huxley's stützt. Ausgehend von der Annahme, dass das Coelom der Vertebraten aus einer Einstülpung, die sich nur im Amphioxus nachweisbar erhalten habe, entstanden sei, demnach nicht in Homologie zu dem Coelom der Wirbellosen gestellt werden könne, bezeichnet er dasselbe als Epicoel. Er sucht nun nach einem Homologon des Coeloms der Wirbellosen, der Vorfahren der Wirbelthiere, und fragt ob ein solches nicht vielleicht bei Amphioxus erhalten wäre?

Diese Frage beantwortet er bejahend, gestützt auf die Vergleichung eines Querschnittes des Amphioxus mit solchen, welche Balfour [1]) in seiner neuesten Arbeit über die Entwicklung der Elasmobranchia abbildet. Als Ergebniss dieser Vergleichung stellt Ray Lankester folgende Behauptungen auf:

»Die Peritonealhöhle der Vertebraten ist homolog dem Coelom des Amphioxus und der Würmer.«

»Die ältesten Vertebraten, nur noch im Amphioxus erhalten, entwickelten (als neue Erwerbung) Epipleura, welche in der Mediane verwachsend ein Atrium bildeten.« (Kiemenhöhle des Amphioxus).

»Bei Amphioxus bleibt dieses Atrium bestehen, während es bei den übrigen Vertebraten durch Verwachsung seiner Wände verschwindet.«

»Die Selachier aber zeigen uns in ihrer Entwicklungsgeschichte eine Phase, in welcher dieses Atrium noch besteht, in dem Zwischenraum besteht, welcher Somatopleura und Epipleura trennt.«

Vergleichen wir die von Ray Lankester selbst gegebenen schematischen Abbildungen, welche diese Verhältnisse klarlegen sollen und modificirte Copieen nach Balfour sind, so stellt sich folgendes heraus:

Beim Amphioxus haben wir es von innen, dem Lumen des Dar-

---

[1]) Preliminary account of the Development of Elasmobranch Fishes. Quarterly Journal of microscopical science. October 1874.

mes nach aussen zählend mit folgenden Schichten zu thun: 1) Darmschleimhaut, 2) Splanchnopleura (Bindegewebshülle des Darms), 3) Somatopleura (Innere Kiemenhöhlenwand — Atriumwand), 4) Epipleura (Aeussere Kiemenhöhlen- oder Atriumwand), 5) die von der Chordascheide bauchwärts ausstrahlende, die Leibeshöhle umfassende Bindegewebslamelle, auf deren Wichtigkeit ich um so mehr aufmerksam machen muss, als Ray Lankester dieselbe in seiner Fig. 2 (l. c. pag. 266) zwar zeichnet, aber bei seiner Betrachtung ganz aus dem Spiele lässt.

Zwischen diesen Schichten liegen Hohlräume, und zwar: Zwischen 2 und 3 das Coelom (die Leibeshöhle), zwischen 3 und 4 das Atrium (Kiemenhöhle), zwischen 4 und 5 wiederum Leibeshöhle.

Bei dem von Ray Lankester in Fig. 3 gezeichneten Haifisch aber sehen wir folgende Schichten: 1) Darmschleimhaut, 2) Splanchnopleura, 3) Somatopleura, 4) Epipleura. Diese letztere aber ist die äusserste Schicht und entspricht in ihrem Verlaufe der fünften des Amphioxus. Es fehlt uns daher auch das äussere Coelom, welches bei Amphioxus zwischen 4 und 5 liegt. — Kurz, schon in den als Beleg gegebenen Zeichnungen fehlt eine Schicht und man könnte nur darum streiten, welche eigentlich fehlt?

Doch weiter. Durch Verwachsung von Somatopleura und Epipleura, also durch Verwachsung der Kiemenhöhle, des Atrium, soll sich das Schema der höheren Vertebraten ergeben. Bei dem Haifisch Fig. 3 in der That, aber bei Amphioxus nicht. Lassen wir hier die dritte und vierte Schicht, also die beiden Wände der Kiemenhöhle verwachsen, so erhalten wir erst das Schema Fig. 3, das des Haifischembryo. Diese verschmolzenen Wände müssten erst wieder mit der übersehenen fünften Schicht verwachsen, um das Bild der höheren Wirbelthiere zu geben, d. h. der äussere Leibeshöhlenabschnitt des Amphioxus, derselbe, welcher die Geschlechtsorgane, enthält, müsste erst verschwinden. Wir sehen also, dass Zahl und Anordnung der Schichten die Aufstellungen Ray Lankester's nicht unterstützen, und wir werden es daher natürlich finden, dass auch die von jenen begrenzten Hohlräume nicht stimmen. Dem Haifischembryo fehlt ein bei Amphioxus vorhandener Hohlraum und zwar nach R. L's. Auffassung der äussere Leibeshöhlenabschnitt. Aus welchem Grunde gerade dieser, das wird uns nicht gesagt. Warum lässt man nicht lieber die Kiemenhöhle des Amphioxus ausfallen; es würde dadurch das Schema des Haifisches in, wie mir scheint, plausiblerer Weise abgeleitet.

In Wirklichkeit aber leidet der Versuch Ray Lankester's an einem fundamentaleren Irrthum, zu dessen Erörterung wir sein Schema des Haifisches mit Balfour's Figuren vergleichen müssen. Augenscheinlich sind es die Zeichnungen Fig. 10 auf Taf. XIV, und Fig. 11 *a*, *b*, *c*, auf Taf. XV, aus welchen Ray Lankester sein Schema construirt hat. Diese alle aber stammen aus einer sehr frühen Entwickelungsperiode, in welcher das gesammte Bindegewebegerüst des Körpers nur in sehr wenigen, epithelartigen, nur zwischen Chorda und Muskelplatten *mp* und mp_1 gelegenen Zellen vorhanden ist. Ueberall wohin später das Bindegewebe einwandert finden wir hier noch Spalträume, und zwar zählen wir deren drei: Den ersten zwischen Entoderm und Splanchnopleura, den zweiten zwischen Splanchnopleura und Somatopleura, den dritten zwischen Somatopleura und Ectoderm Epipleura". Aber ein so frühes Stadium hat Ray Lankester nicht gegeben. Auf seinem Schema Fig. 3 ist das Bindegewebe schon mächtig entwickelt, auch die Muskelplatte erstreckt sich schon weit herab. Merkwürdigerweise aber ist das nur auf der Dorsalseite der Fall. Auf der Ventralseite scheint die Entwicklung des Bindegewebes zurückgeblieben zu sein. Kurz der obere Abschnitt von Lankester's Schema entspricht einem viel älteren Embryo, wie der untere. Der erstere entspricht dem Embryo den Balfour in Fig. 12 *a*, *b* und 13 zeichnet, der letztere gehört dagegen dem viel jüngeren der Fig. 11 *a*, *b* und *c* an. Oder welchen anderen Grund hat es, dass der Spaltraum zwischen Somatopleura und Epipleura nicht durch Einwucherung des Bindegewebes verschwunden ist, wie Balfour's Fig. 12 verlangt!

Ich glaube damit zur Genüge gezeigt zu haben, dass einerseits das Schema Fig. 3, mehr als in diesem Falle erlaubt, modificirt ist, dass es aber andrerseits selbst in dieser Form dem Schema des Amphioxus Fig. 2 nicht entspricht.

Die Schuld an allen diesen verunglückten Schematisirungsversuchen, namentlich an den zwei letzterwähnten, trägt vor allem die falsche Ansicht, dass der erwachsene Amphioxus das Urwirbelthier sei, dass man nur einen Querschnitt durch ihn zu legen brauche, um das Schema des Urvertebraten zu erhalten. Ich würde nicht so genau auf diese Versuche eingegangen sein, wenn ich letzterer Ansicht beistimmte. Wie der specielle Theil dieser Arbeit wohl gezeigt hat, ist es mit der Einfachheit des Lanzettfischchens nicht weit her, sie ist wenigstens, sit venia verbo, eine sehr complicirte.

Meine eigene Auffassung stütze ich durch dieselben anatomischen Befunde wie Ray Lankester, lege jedoch zur Erklärung derselben das Hauptgewicht auf die Entwicklungsgeschichte. Und gerade diese beweist auf das Deutlichste die Richtigkeit meiner Ansicht in dem Puncte, in welchem ich von den beiden letztgenannten Autoren auf das entschiedenste abweiche: In keinem einzigen der Leibeshöhle oder einem Abschnitte derselben zu irgend einer Zeit zugehörigen Hohlraum der übrigen Wirbelthiere ist ein Homologon der Kiemenhöhle des Amphioxus zu sehen.

Die einzigen uns vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung des Amphioxus verdanken wir Max Schultze [1]), Leuckart und Pagenstecher [2]) und Kowalewsky [3]).

Die erstere ist, wie jeder unbefangene Leser zugeben muss, so oberflächlich und ungenau, dass sie sich für diese Frage gar nicht verwerthen lässt.

Leuckart und Pagenstecher's Untersuchungen differiren nur in einem wesentlichen Puncte von denen Kowalewsky's. Sie beschreiben, dass bei den Larven die Darmwand in dem auf der Bauchseite gleichsam gespaltenen Körper frei nach aussen liege, und dass die in Ringwülsten hervorragenden median liegenden Kiemen nicht durch Spalten, die das Lumen des Kiemenkorbes mit der Aussenwelt verbinden, von einander getrennt seien [4]).

Kowalewsky schliesst sich in dieser Beziehung jenen nicht an, und gibt noch einen positiven Beweis für seine Darstellung durch das Experiment. Nach Zusatz von Karmin zu dem Wasser, in dem sich das Thier befand, sah er die Karminkörnchen durch die Mundspalte in den Kiemenkorb ein- und durch die Kiemenspalten wieder austreten.

---

[1]) Beobachtung junger Exemplare von Amph. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1851. pag. 416.

[2]) Untersuchungen über niedere Seethiere. Arch. f. Anat., Phys. und wiss. Medic. 1858. pag. 558, und Amtlicher Ber. üb. d. Vers. d. Naturf. u. Aerzte. 1859. Karlsruhe pag. 131.

[3]) Ausser der schon oben citirten Arbeit (Mém. Acad. Imp. St. Pét. VII ser. XI 1867) ist noch eine spätere Arbeit (Kiew 1870) zu erwähnen. Da dieselbe in russischer Sprache erschienen ist, so konnte ich nur die Abbildungen benutzen, musste mich im Uebrigen aber auf die kurze Notiz Arch. f. micr. Anat. VII pag. 114 stützen.

[4]) Wie ich aus mündlicher Mittheilung weiss, ist Prof. Leuckart selbst geneigt, hier (für die vorderen d. h. älteren Kiemenspalten) die Möglichkeit eines Irrthums anzunehmen.

Die Ergebnisse dieser Arbeiten sind folgende:

Kurz nachdem der Embryo in der Gastrulaform die Eihaut verlassen hat beginnt die Bildung des Nervensystems, welches sich in der bekannten Weise aus dem Hautsinnenblatte entwickelt. Schon während dieses Vorganges treten die ersten Muskelzellen auf, und noch bevor der Embryo 20 Stunden alt ist zeigen sich die grossen Chordazellen. Die unmittelbar folgenden Entwicklungsvorgänge beziehen sich vornehmlich auf die Weiterentwicklung der Organe des mittleren Blattes, welches sich aus dem Darmblatt bilden soll, besonders der Muskeln und der Chorda, aber auch des Nervensystems. Der allseitig flimmernde Embryo spitzt sich nun merklich zu, und es zeigt sich auf der rechten Seite desselben nahe seiner Kopfspitze ein dunkler Fleck, der Ausdruck einer Verwachsung des Darmblattes mit dem Hautblatt. In der Mitte dieses Fleckes bildet sich eine Spalte, die somit das vordere bis jetzt blinde Ende des Darmtractus nach aussen öffnet, die Mundspalte.

Ein ganz gleicher Vorgang bewirkt bald darauf die Bildung der ersten in der Mittellinie des Bauches liegenden Kiemenspalte. Darmwand und Leibeswand verwachsen mit einander in einer ringförmigen Wucherung, in deren Mitte eine Spalte, die erste Kiemenspalte durchbricht. Jetzt folgt in raschem Fortschritt der Durchbruch zahlreicher Kiemenspalten hinter der ersten, und nach KOWALEWSKY's Angabe, auch asymmetrisch linksseitig. LEUCKART und PAGENSTECHER jedoch beobachteten dies nicht und MEISSNER [1]) gibt an, dass sich der gesammte Kiemenkorb einseitig anlege.

Im ferneren Verlaufe der Entwicklung rücken nach KOWALEWSKY die median angelegten Kiemenspalten nach rechts hinüber.

Fig. 6 zeigt uns einen nach KOWALEWSKY's Angaben construirten schematischen Schnitt durch eine Larve, welche auf diesem Stadium angelangt ist. Die Kiemenspalten *K* durchbohren sowohl Darmwand *a* als Leibeswand *b*, sind also den Kiemenspalten der Fische, den Visceralspalten der höheren Wirbelthiere morphologisch gleichwerthig.

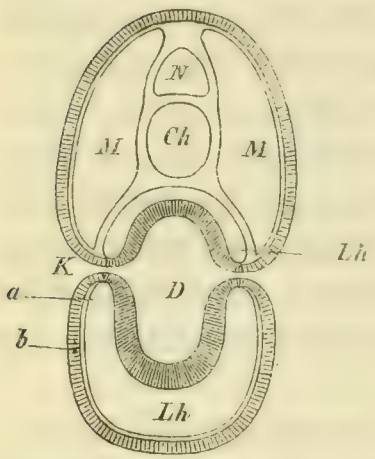
Ziemlich gleichzeitig mit der raschen Vermehrung der Kiemenspalten, die nun durch Theilung erfolgt, sehen wir über der obersten Reihe derselben zwei Längsfalten an der Seite des Körpers sich erheben und die Kiemenspalten erst verhüllen, dann durch vollständige Umwachsung der Bauchseite und Verschmelzung in der Mediane,

[1]) Amtl. Ber. d. Vers. d. Naturf. etc. 1859 Karlsruhe pag. 130.

der Raphe, dieselben gänzlich nach aussen abschliessen. Nur an einer Stelle findet die Verwachsung nicht statt, im Porus branchialis, der Oeffnung, durch welche die so gebildete Höhle mit der Aussenwelt communicirt [1]).

Der so entstandene Raum ist die Kiemenhöhle, und es geht aus dem geschilderten Entwicklungsprocess zur Evidenz hervor, dass derselbe keinesfalls als Leibeshöhle angesehen werden kann. KOWALEWSKY hebt dies ausdrücklich hervor und sagt (l. c. pag. 11): »Die Lage der Geschlechtsorgane spricht für die Deutung des Kiemenraumes als Leibeshöhle; aber die Entwicklungsgeschichte gibt doch so positive Gründe, dass sie hier kaum unterschätzt werden können«.

Fig. 6.



Ch, Chorda; *N*, Nervensystem; *M*, Seitenmuskulatur; *D*, Darmlumen; *Lh*, Leibeshöhle; *K*, Kiemenspalte; *a*, Darmepithel; *b*, äusseres Epithel.

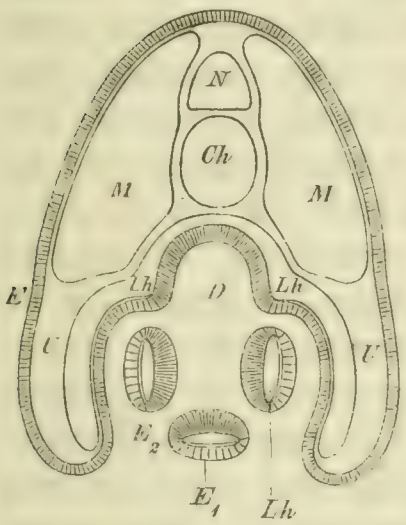
Was den ersten Punct betrifft, so ist hinlänglich erwiesen, dass sich KOWALEWSKY hier im Irrthum befindet, und auch der zweite Punct findet eine befriedigende Erledigung, wenn wir versuchen uns durch eine schematische Construction das Bild vorzuführen, welches uns der Querschnitt durch eine mit solchen Seitenfalten ausgestattete Larve zeigen würde.

Wie man sich die Falten auch denken mag, sie werden stets als eine Duplicatur zum mindesten der äusseren Haut aufgefasst werden müssen. Ich bin jedoch nach Analogie der zahlreichen Falten bildenden Entwicklungsvorgänge, die wir überall zu beobachten Gelegenheit haben, überzeugt, dass nicht nur die äussere Haut sich daran betheiligt, sondern auch das Unterhautgewebe und die Muskulatur, ja die Leibeshöhle selbst. Betreffs der erstgenannten beiden Organe geben uns die vorliegenden Abbildungen sogar sichere Anhaltepuncte, denn sowohl LEUCKART und PAGENSTECHER in ihrer Fig. 1 als KOWALEWSKY in Fig. 40 geben Abbildungen, aus denen dies hervorgeht, besonders Erstere.

[1]) Dass diese Falten mit der Bildung der sog. Seitencanäle, die jedenfalls erst später als Spaltbildungen auftreten, nicht zu verwechseln sind, braucht wohl kaum erst erwähnt zu werden.

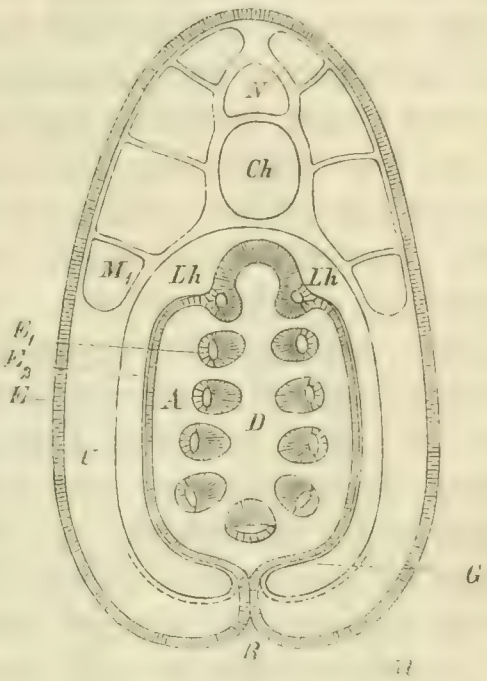
Im Beginne der Faltenbildung erhielten wir demnach das Bild Fig. 7, auf der die Zahl der Kiemenspalten verdoppelt erscheint. Dadurch ist der in voriger Figur noch ziemlich grosse ventrale Abschnitt der Leibeshöhle bedeutend reducirt worden. Die einen Di-

Fig. 7.



Beginn der Faltenbildung. Vermehrung der Zahl der Kiemenspalten um zwei mehr an der Bauchseite gelegene. E, äusseres Epithel; E_1, inneres Epithel der (späteren) Kiemenhöhle; E_2, äusseres Epithel derselben; U, Unterhautgewebe. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 6.

Fig. 8.



Vereinigung der Bauchfalten. A, Kiemenhöhle; M, Ort der Entstehung der queren Bauchmuskulatur; M_1, Seitenmuskulatur; G, Theil der Leibeshöhle, in welchem die Geschlechtsorgane zur Entwicklung gelangen; R, Raphe. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 7.

vertikel des dorsal gelegenen Leibeshöhlen-Abschnittes aufnehmenden Längsfalten hängen an den Flanken des Thieres herab. Das Darmlumen D steht aber noch in directer Verbindung mit der Aussenwelt.

Stossen endlich die Seitenfalten in der Mittellinie aufeinander und verwachsen, so ergibt sich das Bild der Fig. 8. In Folge der fortdauernden Vermehrung der Kiemenspalten ist der Rest der ventralen Leibeshöhle mehr und mehr verdrängt worden, und geht ganz verloren durch Entwicklung der Kiemenstäbe aus der Bindegewebshülle des Darmes. Die seitlichen Divertikel der Leibeshöhle Lh umfassen hufeisenförmig den Kiemenkorb, der nun in der bis auf den Porus branchialis gänzlich abgeschlossenen Kiemenhöhle aufgehängt erscheint. Die Seitenmuskulatur M_1 rückt weiter in die Seitenfalten herab. Durch diese Vorgänge ist das äussere Kiemenepithel E_1 zum inneren Kiemenhöhlenepithel, resp. zur inneren Kiemenhöhlenwand,

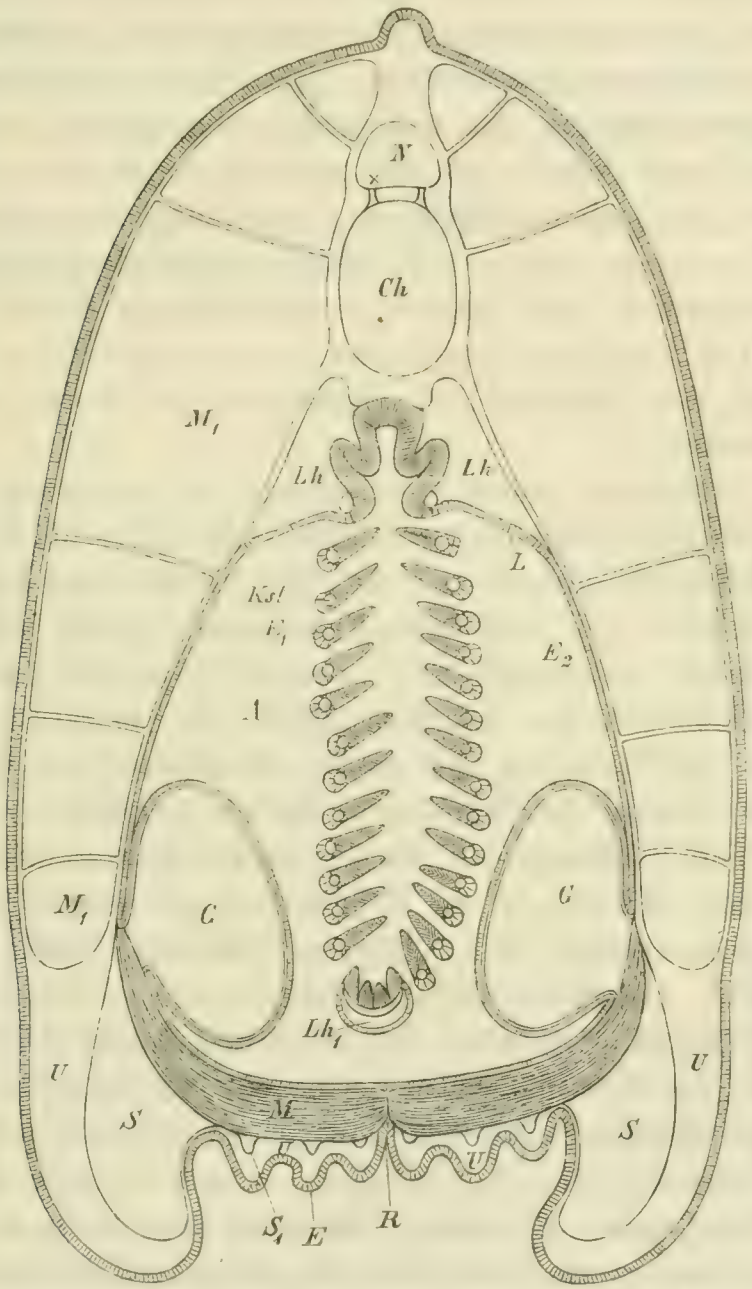
das innere Epithel der Seitenfalten E_2 zum äusseren Kiemenhöhlenepithel — zur äusseren Kiemenhöhlenwand geworden. Die Pleuroperitonealhöhle (Perivisceralhöhle, Huxley) ist demnach nicht der Raum A, sondern der Raum Lh, welcher nun hufeisenförmig die ebenfalls hufeisenförmig gebogene, aber mit ihren Schenkeln dem Rücken des Thieres zugewendete Kiemenhöhle A umfasst.

Dass ein solches Bild, wie wir es in Fig. 8 construirt haben, in der individuellen Entwicklungsgeschichte des Amphioxus wirklich auftritt, darf bezweifelt werden. Man kann vermuthen, dass schon von vorn herein, oder doch schon vor diesem Stadium die dorsale Wand des Darmes sich an die Chordascheide anlegt und mit ihr fest verwächst. Aus diesem Schema lässt sich die uns schon bekannte Fig. 9 leicht ableiten. In die Seitenfalten, die ein zum Theil sehr mächtig entwickeltes Unterhautgewebe zeigen, ist die Seitenmuskulatur M_1 mehr und mehr herabgerückt, bis sie mit der (in der bei Fig. 8 punctirten Linie) nun gleichfalls zur Ausbildung gelangten Bauchmuskulatur sich begegnet. Unterhalb der letzteren entstehen durch Spaltbildung im Unterhautgewebe resp. Abhebung desselben die Seitencanäle S und die Bauchcanäle S_1. Die Aussenwand der Kiemenhöhle legt sich seitlich und ventral an die Aussenwand der Seitenfalten an und verwächst mit derselben; es wird dadurch der seitliche Divertikel der Leibeshöhle vernichtet bis auf einen Raum (G) am seitlichen Rande der Bauchmuskeln, in welchem später die Geschlechtsorgane zur Entwicklung kommen. Im Bereiche des Kiemenkorbes sehen wir ausser beträchtlicher Vermehrung der Kiemenspalten keine Veränderung. Es wäre wohl nur die Verdrängung der Leibeshöhlenreste durch die Kiemenstäbchen *Kst.* die bis auf den Gefässraum Lh_1 eine vollständige ist, zu erwähnen.

So auffallend die Lage der Geschlechtsorgane auf den ersten Blick auch scheinen mag, sie dürfte doch nicht schwer zu erklären sein. Mir scheint diese Anordnung auf Grundlage meiner Auffassung nicht nur erklärlich, sondern sogar geboten. Die Geschlechtsorgane der Vertebraten kommen an der dorsalen Wand der Leibeshöhle zur Entwicklung, also in einem Raum, der beim Amphioxus durch Bildung der ausgedehnten, den Körper durchziehenden Kiemenhöhle auf ein Minimum reducirt ist. Die umfangreichen Organe würden dort entweder keinen Platz zu ihrer Entwickelung haben, oder den Kiemenkorb unverhältnissmässig einschränken und in seinen normalen Functionen verhängnissvolle Störungen hervorrufen. Bei der phylo-

genetischen Erwerbung der Seitenfalten, so darf man voraussetzen, werden daher die Geschlechtsorgane durch wechselseitige Anpassung in diese aufgenommen sein.

Fig. 9.



A, Kiemenhöhle; *Ch*, Chorda; *E*, äusseres Epithel; E_1, innere Kiemenhöhlenwand; E_2, äussere Kiemenhöhlenwand; *G*, Sexualtaschen; *L*, obere Kiemenhöhlenwand; *Lh* u. Lh_1, Leibeshöhle; *M*, quere Bauchmuskulatur; M_1, Muskulatur des Stammes; *N*, Nervenhöhle; *R*, Raphe; *S*, Seitencanal; S_1, Bauchcanäle; *U*, Unterhautgewebe; *Kst*, Kiemenstäbe; ×, Schlitze der Chordascheide.

Die Resultate, zu denen uns die Betrachtung der Entwicklungsgeschichte geführt hat, sind in der That dieselben, welche wir auch aus der Function des Perithoracalraumes ableiten können. Der bis

jetzt fast allgemein als Leibeshöhle angesehene Raum ist die Athem- oder Kiemenhöhle des Amphioxus. Er ist ein durch Wucherung seitlicher Längsfalten abgeschlossener Aussenraum, und daher gleichzusetzen der in ganz derselben Weise entstandenen Kiemenhöhle der Froschlarven, der Kiemenhöhle der Symbranchii, der durch den Kiemendeckel abgeschlossenen Kiemenhöhle der meisten Fische, dem Perithoracalraum der Ascidien. Der Porus aber entspricht der Mündung dieses Raumes, die nun paarig oder unpaar, median oder asymmetrisch sein kann; bei den Ascidien liegt sie in der sog. Cloake, bei den meisten Fischen in der Halsgegend, wo sie durch den vom Operculum oder der Membrana branchiostega freigelassenen, bald kleineren, bald grösseren spaltförmigen Schlitz repräsentirt wird. Der Porus des Amphioxus ist ein echter Porus branchialis, und darf nicht mit den Pori abdominales der Fische zusammengeworfen werden.

Meine Auffassung befindet sich daher im strictesten Gegensatz zu der von Huxley dargelegten Ansicht. Huxley, die Aehnlichkeit der Athemhöhle des Amphioxus und der Froschlarven wohl erkennend, kann sich von dem Gedanken, dass dieselbe bei ersterem Thiere zugleich Leibeshöhle sei, so wenig lossagen, dass er lieber auch die Athemhöhle der letzteren Thiere als Leibeshöhlenabschnitt ansieht; und in Würdigung der grossen Bedeutung, welche die Entwicklung der Organe des Amphioxus für die Erkenntniss des Baues der Wirbelthiere überhaupt hat, kommt er zu den oben wiedergegebenen Schlüssen, die so sehr im Widerspruch zu unseren gegenwärtigen Erfahrungen stehen. Zu richtigerem Resultate würde er gelangt sein, wenn er umgekehrt verfahren wäre und den fraglichen Hohlraum des Lanzettfisches eben wegen seiner Aehnlichkeit mit der Kiemenhöhle der Froschlarven als Kiemenhöhle angesprochen hätte. Sie unterscheidet sich in der That von der der Frösche nur durch ihre grosse Ausdehnung, die schon durch die excessive Länge des Kiemenkorbes bedingt wird. Derselbe Unterschied trennt sie auch von der der Fische, und es lässt sich hier ein Wechselverhältniss statuiren zwischen dem Umfang der Leibeshöhle und der Kiemenhöhle.

Bei den meisten Fischen ist der Kiemenabschnitt des Darmes sehr kurz und somit auch die Kiemenhöhle wenig umfänglich, während die Leibeshöhle einen gewaltigen Raum repräsentirt. Bei den Froschlarven ist der Kiemenabschnitt im Verhältniss länger, die Kiemenhöhle gross; sie dehnt sich vom Occiput bis hinter den Schultergürtel aus, und in ihr selbst entwickeln sich hier die Vor-

derbeine. Die Leibeshöhle ist zwar immer noch weit umfangreicher als die Kiemenhöhle, aber doch nicht in dem Maasse, wie bei den meisten Fischen. Amphioxus endlich zeigt uns das Extrem nach dieser Richtung hin. Die Länge des Kiemenabschnittes, der hier die Hälfte der Totallänge des Thieres erreicht, bedingt eine entsprechend umfängliche Kiemenhöhle, die nun in der Strecke bis zu ihrer Mündung, dem Porus, die Leibeshöhle auf ganz unbedeutende Räume beschränkt. Ja selbst hinter dem Porus stülpt sie sich, wie beschrieben, nach hinten, um auch dort, zuerst in demselben Verhältniss wie vorher, dann in der Nähe des Anus wenigstens rechterseits, die Leibeshöhle zu verdrängen.

Ich glaube hiermit nachgewiesen zu haben, dass Amphioxus seiner Gesammt-Organisation nach vollkommen in den Typus der Wirbelthiere hineinpasst, dass er mehr als bisher vermuthet ein Mittelglied zwischen Ascidien und Vertebraten bildet. Durch den Nachweis, dass der als Leibeshöhle aufgefasste, in so auffallender Weise vom Athemwasser durchströmte Raum eine umfangreiche Kiemenhöhle ist, wird eine Kluft überbrückt, die bisher mehr als alle anderen Eigenthümlichkeiten des Amphioxus zusammengenommen, unser Thier sowohl von den Vertebraten als den Ascidien trennte. Durch Nachweis dieses Bindegliedes werden die Tunicaten auch anatomisch den Vertebraten näher gerückt und namentlich mit Amphioxus in so nahe Verwandtschaft gebracht, dass ich mich der neuerdings aufgestellten Zusammenfassung der letzteren Thiere als Protochordonier gegenüber den Craniota als Chordonier anschliessen zu müssen glaube.

Ich halte es für verfrüht, über den stammesgeschichtlichen Zusammenhang der Protochordonier unter einander, und mit den niedersten Formen der Craniota, den Cyclostomen und Selachiern, Hypothesen aufzustellen. Es fehlt uns dazu so lange die Berechtigung, als nicht nur die Entwicklungsgeschichte der bezüglichen Thiere, sondern auch die Anatomie derselben so im Dunkeln liegt. Ersteres trifft für den Lanzettfisch selbst, sowie seine nächsten Wirbelthierverwandten zu, letzteres besonders bezüglich der Ascidien.

Ueber diese Puncte dürfen wir namentlich von der Untersuchung der Larven des Amphioxus Aufschluss erwarten, die auch über eine ganze Reihe anderer Fragen Aufklärung bringen muss.

Ich habe es vermieden auf solche einzugehen, wenn mir nicht schon jetzt die Möglichkeit gegeben schien eine Ansicht zu entwickeln, die annähernd den Grad der Sicherheit für sich hat, welchen wir überhaupt erreichen können. Neben der Untersuchung der Chordaentwicklung, welche uns über die Bedeutung der verschiedenen Gewebstheile der Chorda selbst und ihrer Scheide aufklären muss, ist es vor allem eine Frage, welche Berücksichtigung verdient. Da man geneigt sein dürfte in der ventralwärts von der Chordascheide ausstrahlenden Bindegewebslamelle den Ort für die Entwicklung der Fischrippen zu suchen, so würde, falls sich die Homologie der Kiemenbögen der Fische mit jenen des Amphioxus streng beweisen liesse, zugleich die zwischen Kiemenbögen und Rippen zurückzuweisen sein.

Nicht minder wichtig ist die Untersuchung der ersten Anlagen der Geschlechtsorgane, die, wie ich schon früher vermuthungsweise ausgesprochen habe, vielleicht vom äusseren Epithel der Kiemenhöhle, also vom Ectoderm abstammen.

Nachtrag.

Nach völliger Beendigung meiner Untersuchungen, und im Begriff dieselben der Facultät einzureichen, erhalte ich heute die den gleichen Gegenstand behandelnde Arbeit von Prof. P. Langerhans in Freiburg i. B., erschienen in dem am 20. November 1875 ausgegebenen zweiten Heft des Archiv für mikroskopische Anatomie.

Da es mir nicht mehr thunlich scheint andere Aenderungen als durch Zusatz einiger Anmerkungen anzubringen, sei es mir gestattet hier nachträglich mit einigen Worten auf dieselbe zurückzukommen und einige Hauptpuncte hervorzuheben.

Langerhans, der glücklich genug war lebende Thiere untersuchen zu können, ergänzt in erfreulicher Weise bedeutende Lücken meiner Untersuchung, die durch die Unmöglichkeit frisches Material

zu erhalten veranlasst sind. Er behandelt eingehend gerade die Organe, welche ich vernachlässigt habe, da ich mir gestand, dass sichere Resultate an Exemplaren, die jahrelang in Alkohol gelegen hatten, hier nicht zu erreichen seien.

Es betrifft das vor allem das peripherische Nervensystem mit seinen Endigungen, die Sinnesorgane, die Muskulatur, das Circulationssystem.

Leider hat aber LANGERHANS eines der wichtigsten Organe, dessen Untersuchung besonders wünschenswerth war, gar nicht berücksichtigt, nämlich die Chorda. Ebensowenig hat er das Gewebe der sog. Flossenstützen in den Bereich seiner Beobachtungen gezogen.

Wir collidiren daher nur in einzelnen Puncten, um so weniger, als wir schon in der Auffassung der uns gestellten Aufgabe differiren.

LANGERHANS geht überall möglichst in das Detail, indem er seine Aufmerksamkeit überwiegend und wohl etwas einseitig dem histologischen Theil zuwendet; ich dagegen habe versucht die Auffassung des ganzen Organismus zu fördern, indem ich gerade die Entwicklungsgeschichte betonte.

Ich habe ferner versucht die Organe als Ganzes zu betrachten und ihnen in ihrem vollen Verlaufe, in ihren Modificationen zu folgen, endlich ihre Beziehungen zu einander zu studiren. Dass ich meinerseits hierbei nicht einseitig verfahren bin, dafür zeugen, glaube ich, die histologischen Ergebnisse, die sich allerdings in ihrer Zahl mit jenen von LANGERHANS erreichten aus den angegebenen Gründen nicht vergleichen lassen.

Im Uebrigen wird ihre Richtigkeit fast durchweg von LANGERHANS bestätigt, was ich ausser für die Nieren noch für die Muskulatur der Cirri, für die Fransen des Velum (Schlundmuskel, für das Räderorgan und die Darmschleimhaut hervorhebe.

In einigen Fällen sehe ich mich genöthigt, in Rücksicht auf die Vortheile, die das frische Material LANGERHANS gewährte, ihm anstandslos nachzugeben. Diese betreffen jedoch fast stets histologische Details. Ausser unbedeutenderen Puncten, die an den betreffenden Stellen in Anmerkungen nach LANGERHANS' Angabe rectificirt sind, nehme ich gern die Berichtigung betreffs der von mir beschriebenen Drüse an. Das Gebilde ist ein rechtsseitiger Aortenbogen.

Ich habe an der betreffenden Stelle von dieser Berichtigung Notiz genommen.

In anderen Puncten muss ich jedoch LANGERHANS entgegentreten, und dies betrifft solche Fragen, zu deren Lösung eine blosse Isolation von Zellen nicht ausreichte.

So ist die Darstellung des sog. Ligamentum denticulatum (er findet deren zwei jederseits) völlig verfehlt, besonders aber die Polemik gegen meine Deutung des den Kiemenkorb umgebenden Hohlraumes als Kiemenhöhle. Er weist meine Erklärung, von der er zugesteht, dass dieselbe in schöner Weise die Befunde beim erwachsenen Thier mit jenen bei der Larve beschriebenen vereinige, augenscheinlich einzig wegen der Nieren und Geschlechtsorgane zurück. Er kann sich nicht denken, dass diese, sowohl wie jene, aus dem äusseren Epithel hervorgehen könnten. Ich muss erstens gestehen, dass mir diese Möglichkeit durchaus nicht undenkbar ist. Zweitens aber muss ich hervorheben, dass ja weder er noch ich **bewiesen** haben, dass dies für die Geschlechtsorgane der Fall ist. Was jedoch die Nieren betrifft, so steht es auch noch nicht annähernd fest, dass diese Organe wirklich Nieren sind. Sind sie es aber in der That, d. h. secerniren sie Harn, so müsste ferner noch der Beweis geführt werden, dass sie nicht blos Hautdrüsen sind, die ja auch Harn secerniren, sondern Homologa der Urnieren, dass sie also nicht nur physiologisch sondern auch morphologisch Nieren sind.

Dann erst, und selbst hierüber dürften die Meinungen sehr getheilt sein, würde der angeführte Umstand mit mehr Berechtigung gegen mich geltend gemacht werden können.

Mit Ausnahme der unrichtigen Angaben über die Ligamenta denticulata können alle sonstigen die Kiemenhöhle und ihre Wandungen betreffenden Bemerkungen L's. nur dazu dienen meine Auffassung zu bestätigen, so z. B. das Verschwinden des »Peritoneum« auf der linken Seite des Darmes im hinteren Körperabschnitt. Im Gegensatz zu LANGERHANS glaube ich, dass man so lange meine zugestandenermassen völlig sachgemässe Auffassung wird acceptiren müssen, bis die Entwicklungsgeschichte beweist, dass LEUCKART, PAGENSTECHER und KOWALEWSKY sich geirrt, dass sie falsch beobachtet haben.

Jedenfalls ist LANGERHANS nicht berechtigt Resultate, die unserer jetzigen Kenntniss völlig Rechnung tragen, die nur Ableitungen

positiver Beobachtungen sind, als Speculationen zu bezeichnen, und an Stelle derselben eine Ansicht aufzustellen resp. zu vertheidigen, die mit eben diesen Beobachtungen in positivem Widerspruch steht.

Beiläufig sei noch erwähnt, dass ich die Wahl der Bezeichnung Kiemenhöhle für das Lumen des Kiemenkorbes für völlig verfehlt halte, um so mehr als LANGERHANS bei seiner Opposition gegen mich niemals hervorhebt, dass er unter Kiemenhöhle etwas ganz anderes versteht, einen Raum nämlich, welcher morphologisch mit der Kiemenhöhle anderer Thiere absolut nichts zu thun hat.

Leipzig, 5. December 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Fig. 1. Querschnitt durch die Chorda eines jungen Amphioxus. Vergrösserung circa 450.
a. Sternförmige Zellen des MÜLLER'schen Gewebes.
b. Blasige Zellen desselben.
c. Endothelartiger Beleg an der Innenwand der Scheide.
d. Endothelbekleidung der Aussenwand derselben.

Fig. 2. Kerne in den Chordascheiben desselben Exemplares. 500.

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt durch die Chorda desselben Exemplares. 400.

Fig. 4. Horizontaler Längsschnitt durch die Chorda eines erwachsenen Exemplares. circa 200.

Fig. 5. Sagittaler Längsschnitt durch dasselbe Organ. 200.

Fig. 6. Querschnitt durch die Chordascheide 200.

Fig. 7. Längsschnitt wie Fig. 5, schematisch.

Fig. 8. Querschnitt durch den Mundring. 200. *P*. Kernhaltige Platten desselben.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Cirrus. 400. *y*. Canal in der äusseren Scheide sch_1.

Fig. 10. Querschnitt durch den Mund. 50.

Fig. 11. Querschnitt durch den oberen Theil des vordersten Kiemenkorbabschnittes. 50.

Fig. 12. Ein auf den vorigen unmittelbar folgender Schnitt.

Fig. 13. Medianschnitt durch den Kopf. Schematisch.

Fig. 14. Querschnitt durch den vordersten Theil des Kiemenkorbes. Die Bauchrinne mit den becherförmigen Organen. 200.

Fig. 15. Dasselbe weiter hinten.

Tafel VI.

Fig. 16 *a*. Querschnitt wie Fig. 11.

Fig. 16 *b*. Querschnitt wie Fig. 12 [1]).

Fig. 17. Querschnitt durch die Poruspapille nahe ihrer vorderen Wand. 50.

Fig. 18. Querschnitt durch die hintere Wand der Poruspapille. circa 50.

Fig. 19. Sagittaler Längsschnitt durch den Porus.

Fig. 20. Schnitt durch einen Kiemenstab im undurchbohrten Theil des Kiemenkorbes (cf. Fig. 11).

---

[1]) In dieser Figur ist statt *Rm Bm* zu lesen.

Fig. 21 *a*. Schnitt durch einen freiliegenden Kiemenstab im vorderen Theil des Kiemenkorbes. circa 150.
Fig. 21 *b*. Schnitt durch einen Kiemenstab im Haupttheil des Kiemenkorbes. circa 150.
Fig. 22. Querschnitt durch das ganze Thier nicht weit vor dem Porus. circa 40; halbschematisch.
Fig. 23 *a*. Querschnitt durch den Darm dicht hinter der Basis des Blinddarmes.
Fig. 23 *b*. Querschnitt durch den Darm bei Abgang des Blinddarmes.
Fig. 24. Horizontaler Längsschnitt durch das elastische Kammersystem der Rückenfirste. 100.
Fig. 25. Querschnitt durch die äussere Wand der Seitenfalten. 250.
Fig. 26. Querschnitt durch das elastische Organ der Rückenfirste. 100.

Tafel VII.

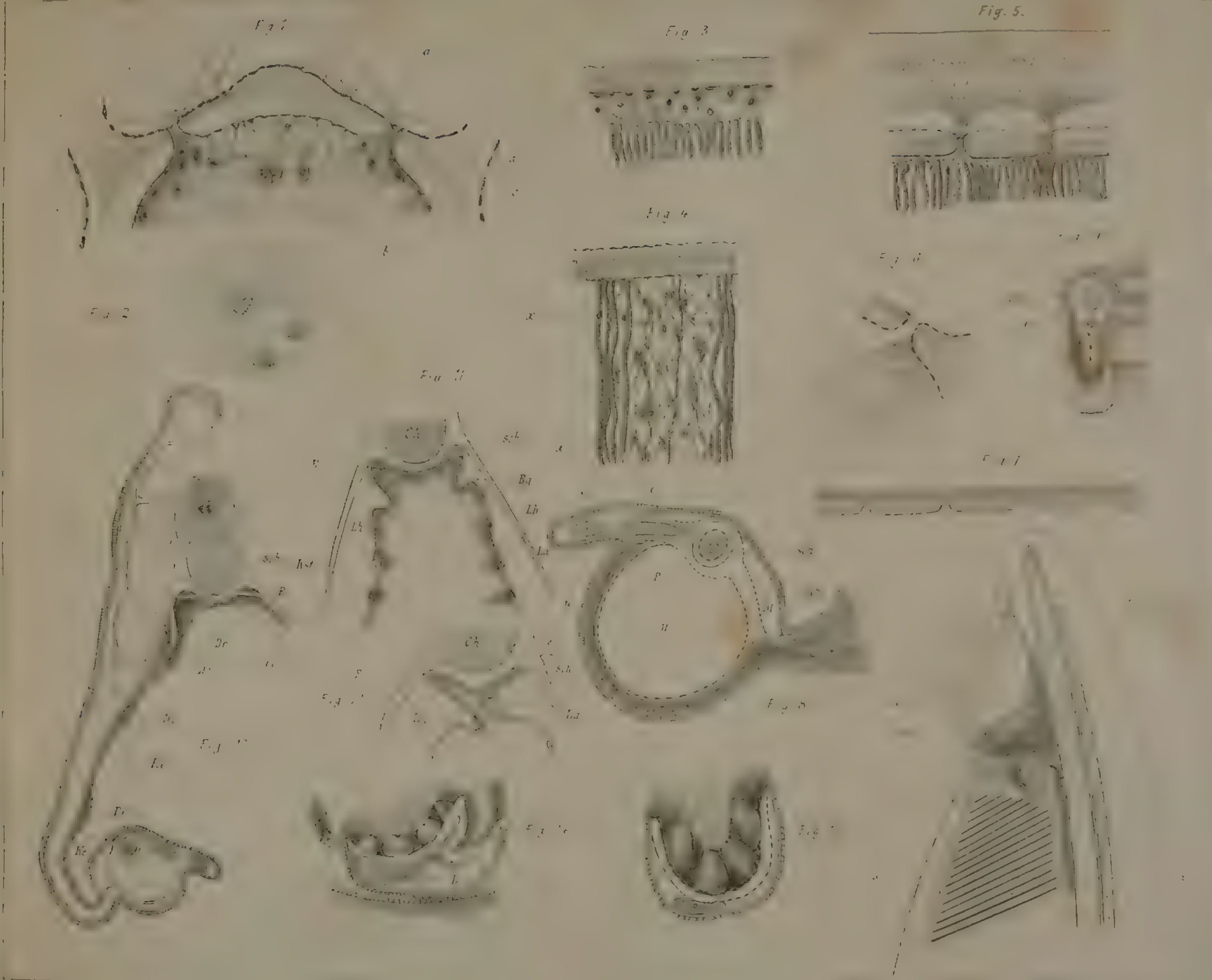
Fig. 27. Querschnitt dicht hinter dem Porus. circa 40.
Fig. 28. desgl. weiter hinten.
Fig. 29 *a*. desgl.
Fig. 29 *b*. Erlöschen der Seitenfalten.
Fig. 30. Späterer Querschnitt beim Auftreten der Analflosse.
Fig. 31. desgl beim Schwunde der Kiemenhöhle auf der einen Seite.
Fig. 31 *a*. desgl. kurz vor dem After. } Nach Präparaten des Herrn Emerton.
Fig. 31 *b*. desgl. durch die Afteröffnung. }
Fig. 32. Querschnitt durch den oberen Theil des Kiemenkorbes, etwa in der Mitte desselben.
Fig. 33. Das Arkadensystem (die obere Wand) der Kiemenhöhle nach Eröffnung derselben vom Bauch her. Schematisch.
Fig. 34. Das Arkadensystem in seinem Uebergang auf die Leibeswand. Schematisch.
Fig. 35. Das Arkadensystem an den Kiemenstäbchen. Schematisch.
Fig. 36. Querschnitt durch das Geschlechtsorgan eines jungen Thieres. 150.
Fig. 37. Die sog. Nieren.
a. bei hoher Einstellung von der Kiemenhöhle aus gesehen.
b. bei tiefer Einstellung.
c. Querschnitt. Vergrösserung wie *a* u. *b*, circa 500.
d. Eine isolirte blasige Zelle.
e. Isolirte fadenförmige Zwischenzellen.

In allen Figuren bedeutet:
A, A_1 u. A_2. Kiemenhöhle.
B. Blutgefässe.
Bc. Bauchcanäle.
Bg. Dorsale Verbindungsbögen der Kiemenstäbchen.
Bm. Quere Bauchmuskulatur.
c u. c_1. Cirren des Mundringes.
Ch. Chorda.
Cm. Circulärmuskeln des Sphincter ani.

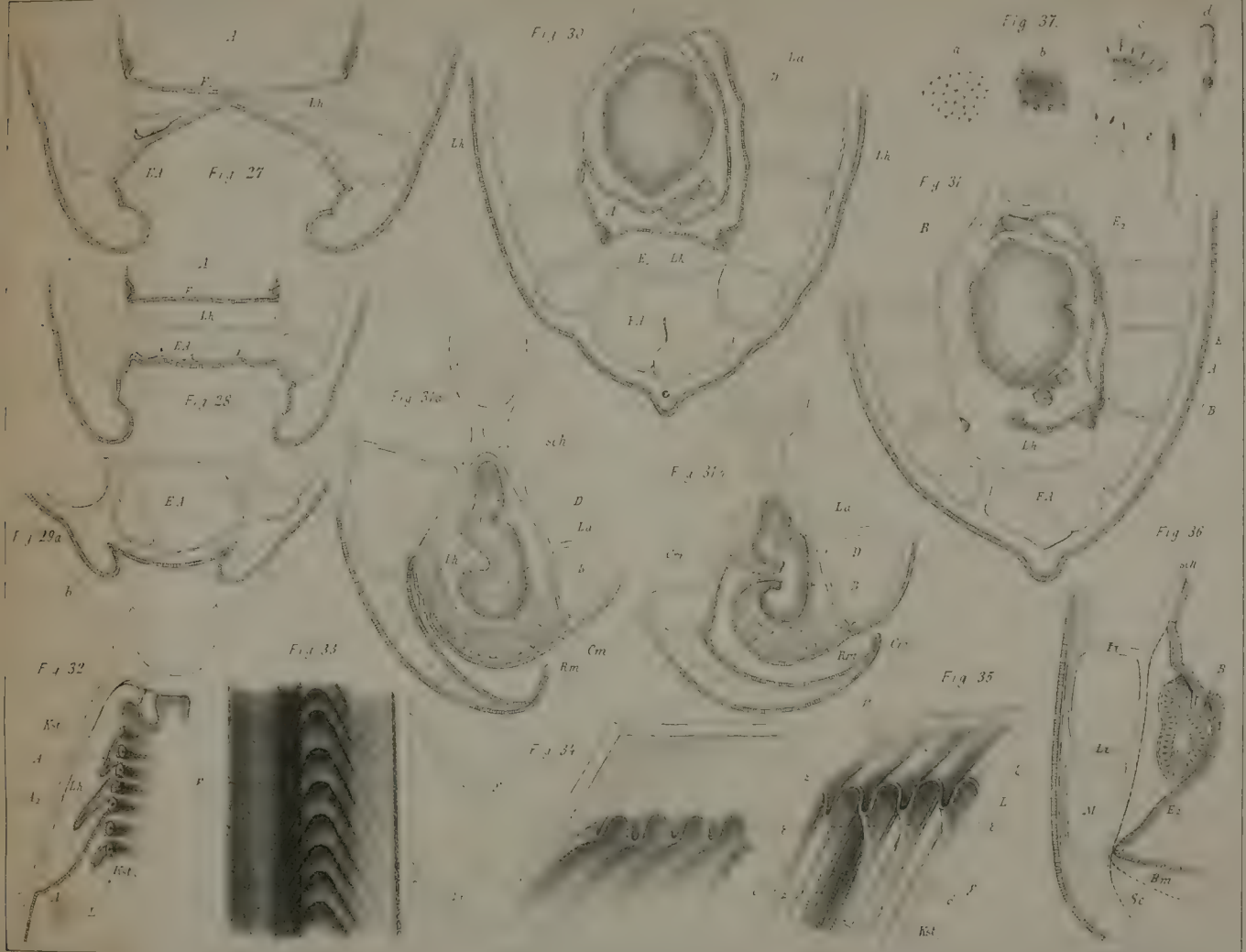
ct. Cutis.
D. Darmschleimhaut.
De. Räderorgan der Mundhöhle.
Dr. Drüse in der Mundwand. (Rechter Aortenbogen. LANGERHANS.)
Dr_1. Drüse an der Basis des Blinddarmes.
E. Epithel der Oberhaut.
E_1. Innere Kiemenhöhlenwand; inneres Epithel der Kiemenhöhle.
E_2. Aeussere Kiemenhöhlenwand; äusseres Epithel der Kiemenhöhle.
E.A. Elastischer Apparat.
h. Lymphraum im elastischen Gewebe über dem Nervensystem.
h_1. Lymphräume zwischen dem Gewebe des elastischen Apparates und dem Unterhautgewebe.
h_2. Lymphräume im Unterhautgewebe.
Ke. Niedriges Epithel der Mundhöhle
Kst. / Kst_1 u. $_2$ } Kiemenstäbchen.
L. Obere Wand der Kiemenhöhle.
La. Bindegewebshülle des Kiemendarmes.
Lh. Leibeshöhle.
Li. Ligamenta intermuscularia.
Lp. Lippenförmige Muskelwülste der Poruspapille.
M. Stammmuskulatur.
N. Erhöhtes Epithel, sog. Nieren auf der Bauchmuskulatur.
N_1. Dieselben an der Unterseite der Geschlechtsorgane.
n—n_3 Hautnerven.
R. Raphe.
Rm. Radialfasern des Sphincter ani.
Sc. Seitencanal.
sch. Innere Chordascheide.
sch_1. Aeussere Chordascheide resp. von dieser ausstrahlende Lamellen (Neurapophysen u. Hämapophysen).
U. Unterhautgewebe.
Z. Elastisches Gewebe über dem Nervensystem.

Berichtigung.

Seite 60 letzte Zeile statt October 1857 lies October **1875.**



Lith. Anst. v. J. G. Bach Leipzig



Lith Anst v J C Bach, Leipzig

Ueber den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers.

Von

Dr. F. Leydig

in Bonn.

Mit Tafel VIII—XI.

Man hat früher von Seite der Anatomen hauptsächlich nur den Zehenballen der *Hyla arborea* Aufmerksamkeit zugewendet, besonders, um sich klarer zu machen, worin das auffallende Anheftungsvermögen dieser Thiere begründet sei. Es bietet aber auch der Bau der Zehen anderer Batrachier Manches dar, was unser Interesse erweckt, weshalb ich einige Beobachtungen vorzulegen mir gestatte. Ein Theil des Gesehenen hat zwar schon in der vor Kurzem [1]) über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien veröffentlichten Abhandlung eine Stelle gefunden, soll aber hier nochmals berührt werden, da die dazumal fehlenden Abbildungen jetzt nachgetragen werden können.

I. Bau der Zehen.

1. Skelet.

Das Endglied der Finger und Zehen ist nach den Gattungen recht verschieden geformt: bei *Hyla* gebogen und spitz auslaufend, erscheint es bei *Bufo* und *Rana* einfach gerundet, bei *Salamandra*

[1]) Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XII, auch für sich erschienen, Bonn bei Max Cohen.

etwas verdickt nach unten, und bei *Triton* nach beiden Seiten knopfartig verbreitert, was an die Form des Endgliedes bei verschiedenen Säugern erinnern kann.

Die Substanz der Phalangen ist Knorpel mit Knochenrinde, welch letztere ihre Entstehung aus Bindegewebe herleitet; die verdickte Spitze des Endgliedes ist lediglich aus verknöcherndem Bindegewebe hervorgegangen (*Salamandra atra*). Die Oberfläche des Endgliedes zeigt eine grubig eckige und dadurch rauhe Beschaffenheit, was vielleicht mit den von dort abgehenden Zügen strahlig geordneter Stützfasern, die beinahe an die »Hornstrahlen« in der Flosse der Fische gemahnen, zusammenhängt, so bei *Bufo variabilis*[1].

Von Andern und mir wurde bei *Hyla arborea* ein sich zwischen die letzte und vorletzte Phalanx einschiebender Knorpel erwähnt. Meine späteren Untersuchungen haben ergeben, dass dieser Zwischengelenkknorpel[2] wohl als ein allgemeineres Vorkommniss bei Amphibien zu betrachten ist, indem er z. B. auch bei den Salamandrinen zugegen sich zeigt. Er fehlt selbst bei Reptilien nicht, wo ich denselben früher übersehen hatte: gegenwärtig kenne ich ihn bei *Lacerta* (*L. muralis*) und *Platydactylus mauritanicus*. Endlich sei an dieser Stelle bemerkt, dass auch bei *Salamandra* in der bindegewebigen Substanz der Sehnen des Zehenbeugers langgestreckte Nester von Knorpelzellen vorhanden sind, wie solches von ungeschwänzten Batrachiern seit langem bekannt ist.

2. Schwimmhaut.

Man weiss, dass bei Tritonen, z. B. *Triton taeniatus* und *Triton helveticus* eine stärkere Entwickelung der Schwimmhaut zu den Geschlechtseigenthümlichkeiten des Männchen gehört. Es möchte jetzt aufmerksam zu machen sein, dass auch an den mit Schwimmhaut versehenen Anuren derselbe Character sich wahrnehmen lässt Bei *Rana platyrrhinus* ist die Schwimmhaut des Männchen entschieden vollkommener, sowohl was die Ausdehnung in die Breite und Länge, als auch den Dickendurchmesser betrifft; beim Weibchen geht gedachte Haut in beiden Richtungen zurück. Für *Rana oxyrrhinus* hat auch schon Steenstrup dieses Verhalten angezeigt und unter die Merkmale der Art aufgenommen.

[1] Vergl. Fig. 1, *a*, *b*. [2] Fig. 26, *b*.

Bei allen unseren einheimischen Arten der Gattung *Bufo*, also *B. vulgaris*, *B. calamita*, *B. variabilis* finde ich als characteristisch, dass der freie Rand der Schwimmhaut der Hinterbeine gekerbt ist, selbst bei der nur in Spuren vorhandenen Schwimmhaut von *Bufo calamita*. Im Innern der Vorsprünge zwischen den Buchten liegen immer einige jener rundlichen Drüsen gehäuft, welche in der übrigen Schwimmhaut zerstreut stehen. Gleichwie die Schwimmhaut bei unsern drei Arten Verschiedenheiten in der Weise zeigt, dass sie bei *Bufo vulgaris* am stärksten entwickelt ist, schwächer bei *Bufo variabilis* und am wenigsten bei *Bufo calamita*, weshalb dort die Zehen der Hinterbeine fast nur geheftet sind, so ist auch bei den Einzelthieren der drei genannten Arten die erwähnte Kerbung des freien Randes im Grade der Ausbildung etwas verschieden, ohne aber je ganz zu fehlen.

Erwähnung verdienen ferner die Reste oder Anfänge einer Schwimmhaut, welche sich entweder individuell oder in typisch bleibender Weise an den Vorderbeinen erkennen lassen. So sehe ich z. B. hin und wieder an jungen Thieren von *Bufo vulgaris* zwischen den Fingern die Spur einer Schwimmhaut in Form eines Randsaumes.

Eine ähnliche Umsäumung der Finger als Andeutungen einer Schwimmhaut finde ich bei erwachsenen Thieren von *B. calamita*, doch nur hin und wieder; die meisten Thiere sind allerdings ohne Spur einer schwimmhautähnlichen Bildung.

Die Bombinatoren anbelangend, so sind bei *Bombinator igneus* die Vorderbeine ohne Spur von Schwimmhaut. Die Hinterbeine haben eine vollständige, am Rande ungekerbte Schwimmhaut.

Bei *Alytes obstetricans* besteht zwischen den Zehen der Hinterbeine eine Schwimmhaut, obschon von geringster Entwicklung, so dass sie an den Phalangen her nur als feiner Saum erscheint. Sie fehlt aber auch an den Fingern der Vorderbeine nicht ganz, sondern ist in Spuren zugegen.

Die spitzausgehenden Finger bei *Pelobates fuscus* sind dagegen ohne Spur einer Schwimmhaut; die Zehen werden bekanntlich von einer vollständigen umfasst.

Beim Laubfrosch, *Hyla arborea*, entsteht die Furche, welche an den Polstern der Finger wie der Zehen herumzieht, durch einen

Hautsaum, welcher selbst an den Fingern als der Rest einer Schwimmhaut aufzufassen ist, wie dies deutlich wird durch das, was man an den Hinterbeinen sieht, allwo der Saum in die dort noch bestehende Schwimmhaut abbiegt. Es ist daher nicht ganz richtig, wenn es in den herkömmlichen Diagnosen heisst: »digiti palmae toto liberi«. Auch Fatio [1]) hat zwar den Hautsaum bemerkt, aber nicht, dass er an dem ganzen Finger herzieht (»les accompagne un peu sur le côté«). Auf den Abbildungen, welche Dr. Mulder zu der v. Siebold'schen Fauna japonica geliefert hat, und die zu den genauesten gehören, welche wir über Amphibien besitzen, ist an *Hyla arborea* (a. a. O. Taf. X, Fig. 5) dieser Saum nicht übersehen worden, und selbst bei *Hyla Burgeri* (a. a. O. Fig. 8) hat der Zeichner an den zwei äusseren Fingern der linken Hand den Theil durch eine besondere Linie angedeutet. Im Text, von Schlegel bearbeitet, steht hingegen: »les doigts des extrèmités antérieures sont totalement libres«. Auch ein jüngst erschienenes Werk über die in Europa einheimischen Reptilien, obschon sich dessen Verfasser auf die Plastik des Körpers umständlich genug einlässt, schweigt über den Saum und wiederholt nur die gewöhnliche Angabe, die Zehen seien am Grunde mit einer kurzen Schwimmhaut versehen.

Bei *Rana esculenta*, welche an den Hinterfüssen bekanntlich eine volle Schwimmhaut besitzt, fehlt auch an den Vorderbeinen dieselbe nicht ganz. Man betrachte den zweiten und dritten Finger genau, und es lässt sich schon mit freiem Auge, besser mit der Loupe, ein Hautsaum als Spur einer Schwimmhaut kaum verkennen. Er ist am Innenrande der Finger breiter, als am Aussenrande.

3. Wülste, Höcker und Ballen.

Schon an einem andern Ort habe ich vorgebracht, dass diese Bildungen nach den einzelnen Gattungen und selbst Arten eine characteristische Form und Vertheilung einhalten. Dies zeigt sich, worüber ich jetzt berichten möchte, ganz besonders an den drei einheimischen Species des Genus *Bufo*. In übersichtlicher Zusammenstellung erscheinen die Unterschiede folgendermassen:

[1]) Faune des Vertèbres de la Suisse 1872.

Bufo vulgaris Laur.	*Bufo calamita* Laur.	*Bufo variabilis* Pall.
Die Höcker an den Gelenkstellen der Zehen stehen je paarig und sind von rundlicher Form. Die Höcker des eigentlichen Handtellers und der Fusssohle sind zahlreich und härtlich.	Die Höcker an den Gelenkstellen der Zehen stehen je paarig und sind von rundlicher Form; die beiden nicht immer gleich gross. Die Höcker des eigentlichen Handtellers und der Fusssohle sind sehr zahlreich und weicher.	An den Gelenkstellen der Zehenglieder steht ein einziger unpaarer, grösserer und stärker hervortretender Höcker. Die Höcker des eigentlichen Handtellers und der Fusssohle sind härter, höher, weniger zahlreich und in fast regelmässigen Reihen angeordnet.

Diese typischen Verschiedenheiten in Form und Zahl, welche die Calli, Verrucae, Tubercula oder wie sonst die Höcker an den Beugestellen der Zehen heissen, hat bisher Niemand bemerkt und sie sind doch in systematischer Beziehung von einiger Bedeutung, um so mehr, als noch immer manche Zoologen die beiden letztgenannten Arten nicht von einander zu unterscheiden vermögen, sondern sie zusammenwerfen.

Bufo variabilis nähert sich, indem an gedachter Stelle ein grosser, ungetheilter, fast kuglig vorspringender Höcker zu sehen ist, den Fröschen; *Bufo calamita* hingegen, durch die zwei oft ziemlich weit auseinander stehenden rundlichen Höcker, der Species *Bufo vulgaris*, allwo dieser Höcker ganz in zwei zerlegt ist: Verwandtschaftsbeziehungen, die auch in anderen Dingen sich kundgeben. Die erwähnte »fast regelmässige« Stellung der in der Fusssohle befindlichen Höcker bei *Bufo variabilis* fällt besonders an jungen, einjährigen Thieren auf, später verliert sich die nahezu längsreihige Anordnung dadurch, dass zwischen und um die zuerst erschienenen Höcker noch andere und feinere sich hinzugesellen.

Auch bei unseren Arten der Gattung *Rana* ergeben sich bezüglich der Zehenhöcker specifische Verschiedenheiten. So sind sie bei *Rana esculenta* nur mässig stark ausgebildet, bei *Rana agilis* springen sie hingegen sehr stark knopfartig vor, bei *Rana oxyrrhinus* sind sie gering entwickelt und niedrig, und die gleiche Beschaffenheit bieten sie bei *Rana platyrrhinus* dar.

Bei *Pelobates fuscus* mangelt die Höckerbildung an der Unterseite der Finger, an der Handfläche steht rechts und links ein länglicher Ballen: an der Fusssohle, gegenüber der »sechsten Zehe«, ein schwaches Höckerchen.

Die männlichen Frösche und Kröten können noch den zum Theil so eigenartigen Daumenballen besitzen.

Bei *Hyla arborea* ist genannter Wulst wenig entwickelt, und es fehlt ganz die Warzen- und Schwielenbildung auf seiner Oberfläche. Die Haut ist glatt und hat die gewöhnliche Epidermis.

An *Bufo vulgaris* besitzt die Daumenwarze eine schwarzbraune Epidermiskruste, und diese umgreift den Ballen des Daumens nicht ganz, sondern lässt den nach innen gewandten Theil davon frei. Der Daumen selber erscheint seitlich und nach der Rückenfläche von der Kruste bedeckt, ebenso der zweite Finger: am dritten ist noch ein schmaler Streifen an dessen Innenrand zugegen; erst der vierte Finger ist völlig frei von dem dunklen rauh höckerigem Besatz. Bei Laurenti [1]) wird unrichtig gesagt, die Daumenschwiele sei auf den »pollex und primus digitus« beschränkt. Zu verwundern ist, dass auch Andere, welche selbständig beobachteten, z. B. Bechstein [2]), den Fehler wiederholen.

Bei *Bufo calamita* erstreckt sich die Daumenschwiele wie bei vorhergehender Art, ausser dem eigentlichen Ballen, auf den Rand der drei nächsten Zehen. Nach Laurenti [3]) wäre wieder nur der »pollex« mit der »dura, aspera et nigra cutis« bedeckt.

Auch *Bufo variabilis* hat eine sehr ausgebreitete »Daumenschwiele«, die sich nicht auf den Ballen und den Seitenrand des Daumens beschränkt, sondern auch wieder den Innenrand der zwei nächsten Zehen, in abnehmender Breite, besetzt. Zur Laichzeit, Anfangs April, ist die Daumenschwiele auch hier von schwärzlicher Farbe. So lange man nur wenige Thiere der zwei letztgenannten Krötenarten mit einander verglichen hat, kann es scheinen, als ob die Daumenschwiele bei *Bufo calamita* weniger entwickelt sei, als bei *Bufo variabilis*. Allein bei reicherem Material wird man inne, dass auch hier sich Grösse und Farbe — ob heller oder dunkler — nach dem Alter und der Jahreszeit richten.

An dem Männchen von *Pelobates fuscus* habe ich vergeblich nach Bildungen, die der Daumenschwiele entsprechen, gesucht, wobei ich jedoch zu bemerken nicht unterlassen will, dass sich bis jetzt keine Gelegenheit bot, brünstige Thiere zu besehen. Uebrigens

---

[1]) Synopsis reptilium, Viennae 1768.

[2]) Uebersetzung von La Cepède's Naturgeschichte der Amphibien 1800.

[3]) a. a. O. pag. 121.

sagt auch Bruch[1], der unsern Batrachier in Menge und mit Sorgfalt beobachtete, dass derartige Schwielen dem Männchen mangeln.

Unter allen einheimischen Batrachiern steht *Bombinator igneus* bezüglich der Daumenschwielen ganz eigenthümlich da, worauf ich schon vor Kurzem hingewiesen habe[2].

An den Vordergliedmassen zeigt nämlich das Männchen ausser der dornspitzigen, braunen Schwiele des Daumenballens, des Daumens selber und der zwei nächstliegenden Finger noch einen langgezogenen Fleck oder Insel an der Beugeseite des Vorderarms, welcher die gleiche Natur besitzt, wie die Schwiele der Finger. Bei manchen Thieren erstreckt sich der Streifen ununterbrochen bis fast zum Ellenbug. Ich kenne diese Stelle am Vorderarm seit langer Zeit und meine darüber angefertigten Zeichnungen gehören dem Jahre 1864 an. Aus den Worten Bruch's[3] geht deutlich hervor, dass er von dieser Schwiele nichts weiss, später jedoch hat dieser und jener Zoologe darauf geachtet, so z. B. Fatio in Genf, welcher sagt: »Des callosités ou plaques rugueuses d'un brun foncé chez le mâle au moment du rut, sous l'avant bras«[4]. Wenn er aber weiter bemerkt: »sur le tubercule palmaire principal et sur les deux premières doigts«, so habe ich die Ausdehnung der Daumenschwiele, ebenso wie das bei der Gattung *Bufo* der Fall ist, über den dritten Finger wahrgenommen.

Aber auch die hintere Extremität besitzt, wie ich bereits angezeigt, eine von Niemandem bisher wahrgenommene »Daumenschwiele«. An der unteren Seite des Fusses, an der zweiten und dritten Zehe stellt sich ein schwärzlicher dorniger Inselfleck dar, von durchaus gleicher Natur, auch was die histologischen Einzelheiten anbelangt, wie die Schwiele der Hand. Es kann die Insel in mehrere Stücke zerfallen und bei sehr starker Entwicklung habe ich auch an der vierten Zehe noch einen solchen schwarzbraunen, stacheligen, scharf umgrenzten Fleck beobachtet.

Es ist interessant, in Bonaparte's Fauna italica die Abbildung des *Pelodytes punctatus*, eines Verwandten des *Bombinator*, zu ver-

---

[1] Beiträge zur Naturgeschichte und Classifikation der nackten Amphibien. Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift. Bd. III.

[2] Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien; Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XII. (Separatausgabe, pag. 8.

[3] a. a. O. pag. 213.

[4] Faune des Vertèbres de la Suisse. Genève et Bâle. 1872.

gleichen, allwo ebenfalls ausser den zwei Fingern noch am Vorderarm ein derartiger schwarzbrauner Fleck vorkommt, ja selbst noch ein weiterer am Oberarm! Es verlohnte sich wohl, dieses Thier, welches ich niemals gesehen habe, zu untersuchen, ob es nicht auch an den Hinterbeinen mit einer ähnlichen Bildung gleich dem *Bombinator* ausgestattet ist[1]).

Wieder ist für die Gattung *Rana* die Form der Daumenschwiele ein bedeutsames Merkmal für die Bestimmung der einheimischen Arten. Bei allen beschränkt sie sich auf den Daumen und der Ballen desselben ist weit herum mit der Höckermembran besetzt; vom Ballen erstreckt sich der Besatz am Fingerrand her bis nahe zur Spitze; zweiter, dritter und vierter Finger sind ganz frei. Dann aber gliedern sich die Unterschiede folgendermassen:

Rana esculenta L.	*Rana oxyrrhinus* Steenstr.	*Rana platyrrhinus* Steenstr.
Daumenschwiele mässig stark und ohne Abtheilungen; gleichmässige Ausbreitung vom Ballen bis zur letzten Phalanx. Papillen mässig hoch und dick.	Daumenschwiele gering entwickelt und ohne Abtheilungen; gleichmässige Ausbreitung vom Ballen bis zur letzten Phalanx. Papillen sehr niedrig und fein.	Daumenschwiele massiger entwickelt und in vier Theilstücke zerlegt für den Ballen, erste, zweite und dritte Phalanx. Papillen höher, dicker.

4. Lederhaut der Zehen.

Es wurde schon anderwärts von mir darauf hingewiesen, dass sich die Oberfläche der Lederhaut in feine Leistchen erhebt, welche dicht nebeneinander herziehen, auch von Stelle zu Stelle zusammenfliessen, weshalb sich z. B. eine Papille der Daumenschwiele von *Bufo cinereus* oder *B. calamita* entblösst von der Epidermis, wie pelzig ausnimmt[2]). Auf dem optischen Querschnitt gewinnen dadurch eben dieselben Papillen ein wie cannelirtes Aussehen.

Dann berichtete ich auch über das Vorkommen eines zierlichen

---

[1]) An aussereuropäischen Fröschen und Kröten mögen noch mancherlei merkwürdige Abänderungen oder Anpassungen in der Sprache der Descendenztheorie vorkommen, die bis jetzt wenig beachtet wurden. Man besehe sich z. B. die Abbildungen, welche Mayer in seinen Analecten der vergleichenden Anatomie, Bonn 1835, von *Rana pachypus* gegeben hat, wo sich auf der Brust eine dreizinkige »Borbel«, an der Hand ein Tuberkel des Daumens und ein Dorn des Zeigefingers findet.

[2]) Vergl. Figur 15 *b*.

Blätter- und Leistenwerkes, welches den netzförmigen Leisten der Schleimhaut des Darmes, allwo sie anstatt der Zotten stehen, zu vergleichen und gerade an den Zehenspitzen und Zehenballen besonders entwickelt sei. Nach Entfernung der Epidermis könne die Haut zunächst den Eindruck hervorrufen, als ob die Zehenspitzen dicht mit langen Papillen[1] besetzt wären. Dass aber wirklich die Blätter hin und wieder eben so gut als zusammengedrückte Papillen aufgefasst werden können, wurde ebenfalls berührt und auch noch auf eine besondere Form an den Enden der Gliedmassen von *Rana* aufmerksam gemacht.

Ich lege zur näheren Verdeutlichung dieser Verhältnisse eine Abbildung von der Zehenspitze des *Bufo variabilis* vor[2]. Man sieht, wie sich die Lederhaut in hohe blätterartige Leisten auszieht; auf diesen stehen dann die Leistchen zweiter Ordnung, welche in der Profilansicht wie Härchen oder Wimpern sich ausnehmen und es bedarf in der That genaueren Zusehens, um sich zu überzeugen, dass jedes »Haar« sich über die Fläche weg als Leiste verlängert.

Eine andere Form von Leisten erscheint in Figur 4 aus *Bombinator igneus* versinnlicht. Auch über die früher[3] aus demselben Thier angezeigten und dazumal näher erörterten Papillen, welche als haarfeine Fortsätze sich auf der Lederhaut erheben, habe ich eine Abbildung beigelegt[4].

Die Papillen mit Tastkörperchen sind besonders an der Daumenschwiele männlicher Kröten und Frösche entwickelt, stehen dort gehäuft und übertreffen, wie ich an einem andern Ort gemeldet habe, z. B. bei *Bombinator* die der übrigen Hautfläche um das Doppelte der Länge.

5. Unterhautbindegewebe.

Die Zehenballen der beiden Erdmolche *Salamandra maculosa* und *S. atra*, bei den Embryonen spitz zulaufend, sind später von rundlich dickem Wesen. Ausser anderen Eigenthümlichkeiten, die noch unten zur Sprache kommen werden, sei jetzt erwähnt, dass die Leder-

---

[1] z. B. Figur 26, Figur 28.
[2] Figur 1.
[3] a. a. O. pag. 37 der Separatausgabe.
[4] Figur 30.

haut hier fast ganz in ein Bindegewebe von sehr weicher Art umgewandelt erscheint und ohne regelmässige Schichtung; vielmehr durchflechten sich die Balkenzüge in verschiedener Richtung, bis sie schliesslich zu einem zarten Faserwerk sich umgestalten. Auf Rechnung dieses Bindegewebes [1]) kommt es zum Theil, dass die Hand- und Fussfläche der Salamander etwas Geschwollenes an sich hat — plantae pedum tumidae —, sagt schon LAURENTI.

Sehr characteristisch für *Salamandra maculosa* ist ein gewisser Blutreichthum [2]) in der Spitze der Zehenballen. Schon am lebenden Thier schimmert eine rothe Partie durch die Haut hindurch und das Mikroskop weist eine Anhäufung von Blutcapillaren nach, wobei letztere von bedeutendem Durchmesser und stark geknäuelt sind.

6. Epidermis und Cuticula.

Indem die Lederhaut sich in Blätter erhebt, welche netzförmig zusammentreten, und in die dadurch entstehenden Hohlräume die Epidermis mit ihren unteren Lagen sich einfügt, gruppiren sich die Zellen derart, dass den Drüsen täuschend ähnliche Bilder entstehen [3]). Die Betrachtung der von der Lederhaut abgehobenen Epidermis von der unteren Seite könnte ferner auch recht deutlich machen, wie für die unteren Schichten der Epidermis die Bezeichnung »Schleimnetz« aufkommen konnte.

Zur Veranschaulichung dessen, was ich [4]) über Verwandlung der Epidermiszellen, insofern sie durch cuticulare Abscheidungen in geschichtete Plättchen verändert werden, mitgetheilt habe. dient Figur 7.

Bedeutsam bleibt es immer, dass die Sculptur der Cuticula selbst nach den Arten sich in typischer Abänderung erhält und zum Verständniss der Abbildungen [5]) sei hierzu bezüglich der einheimischen Species der Gattung *Triton* folgende Uebersicht gegeben.

---

[1]) vergl. Fig. 27 *c*. [2]) Fig. 27 *d*.
[3]) vergl. Figur 28 *c*; Figur 29.
[4]) a. a. O. Separatausgabe pag. 19.
[5]) Figur 17, Figur 18, Figur 19, Figur 20.

Triton cristatus Laur.	*Tr. alpestris* Laur.	*Tr. taeniatus* Schneid.	*Tr. helveticus* Raz.
Cuticula an der Zehenspitze zwar verdickt, aber ohne Sculptur.	Cuticula an der Unterfläche der Zehenspitze verdickt und mit grobschrundiger Sculptur.	Cuticula an der Unterfläche der Zehenspitzen und der Schwimmhautlappen mit feingekörnelter Sculptur.	Cuticula an der Unterfläche der Zehenspitzen und der Schwimmhautlappen mit grobkörniger Sculptur.

In einer neueren Schrift über europäische Reptilien steht, dass bei *Tr. taeniatus*, *Tr. alpestris*, *Tr. helveticus* an der Spitze der Zehen »höchst eigenthümliche Bildungen vorkommen, welche aus Büscheln feiner blasiger Borsten bestehen«. Was mag wohl der Verfasser damit gemeint haben? Doch kaum etwas anderes, als parasitische, pflanzliche oder thierische Wesen.

Anmerkung 1. In der mehrfach angezogenen Arbeit über die Hautdecke der Amphibien bespreche ich Höckerformen, von denen die eine Art zu den Cuticularbildungen gehört. Als Grundlage dienen hierzu eigenartige grössere Zellen; es entstehen auf diese Weise Wärzchen, welche sich bei all unsern einheimischen Species von der Gattung *Triton* vorfinden.

Eine andere und grössere Art Wärzchenbildung der Epidermis, die nicht erst für die Loupe und das Mikroskop deutlich wird, findet sich bei den südlichen Arten: *Triton* (Euproctus) *Rusconii* Gené und *Triton* (Pleurodeles) *Waltli* Michah. Es sind Hornhöcker von einer Entwicklung, dass sie schon dem freien Auge auffallen und deshalb bereits auf der Abbildung des *Euproctus Rusconii* in der Schrift Gené's [1]) klar sich abheben, sowie ihrer auch im Text als »verruculae albae punctiformes, elevatae« gedacht wird.

An einem von mir untersuchten Exemplar, das etwa halb so lang war als jenes bei Gené abgebildete [2]), setzten sich für's freie Auge diese Höcker durch Grösse und weissliche Farbe gut von der grauschwärzlichen, sonst glatten Haut ab, welche auf solche Weise, wenn auch nicht gerade dicht, wie beperlt erschien. Die Höcker gehörten der Rückenseite des Thieres an. Unter dem Mikroskop erwiesen sie sich als Wucherungen der Epidermis, die Zellen am Gipfel erscheinen etwas stärker verhornt.

Bei *Pleurodeles Waltli* wurden diese grösseren Dornen an den

[1]) Synopsis Reptilium Sardiniae indigenorum, 1839, Tab. I, Fg. 3.

[2]) Ich verdanke es der Güte des Herrn Marchese Giacomo Doria in Genua.

Seiten des Leibes früher sehr verkannt, indem man sie für frei vorstehende Rippenenden erklärte. Ich hatte gegenüber dieser seltsamen Angabe die Vermuthung [1], ausgesprochen, dass die vermeintlichen Knochenstacheln oder Rippenenden von gleicher Art sein mögen, wie die übrigen Hornhöcker der Haut. Bisher vermochte ich trotz mancher Bemühung immer noch nicht in den Besitz des *Pleurodeles* und also auch nicht zu eigener Untersuchung zu gelangen; um so erfreulicher ist es aber für mich zu sehen, dass Strauch, welcher das Thier in Händen hatte, unterdessen die Richtigkeit meiner Vermuthung bestätigt hat [2].

Anmerkung 2. Bei *Geotriton fuscus* Bonap. konnte ich eine besondere Uebereinstimmung mit der Hautbildung unserer Tritonen feststellen. An den mit Schwimmhaut ausgestatteten Zehen kommt nämlich wieder eine eigenartige Sculptur vor [3]. Die Epidermiszellen des Thieres sind sehr gross und da, wo sie die Zehenspitzen und Höcker der Fussfläche überziehen, erhebt sich auf den grossen hellen Platten ein Buckel, welcher stärker erhärtet als die übrige Cuticularschicht, abermals mit grösseren und kleineren Buckelchen besetzt sich zeigt. Dort wo die Sculptur an Ausdehnung zunimmt und eine ganze Anzahl zusammenstossender Zellen damit ausgestattet erscheint, entstehen grössere inselartige Flecken auf der Epidermis, welche in sehr ausgesprochener Weise durch schrundig höckeriges Wesen sich von der sonst glatt bleibenden Hautfläche abheben. Ausserdem findet sich da und dort jene feinste Punctirung der Oberfläche der Epidermiszellen, von welcher ich wiederholt Meldung gethan.

Anlangend die Gattung *Salamandra*, so habe ich, da bei *S. atra* eine Art Umarmung im Zeugungsgeschäft von Schreibers vor Jahren beobachtet wurde, nachgesehen, ob nicht doch trotz der sonst so glatten Haut Rauhigkeiten, wie sie oben bezüglich der Gattung *Triton* aufgeführt wurden und wie ich sie so eben auch von *Geotriton* erwähnt, an den Extremitäten vorkommen. Ich habe indessen nichts dem Aehnliches auffinden können. Die Zehenballen erscheinen bei *Salamandra atra* und *S. maculosa* lichter gefärbt, als der übrige Theil der Zehe; die äussersten Zellen der Epidermis sind zu dicken, geschichteten polygonalen Platten geworden, so dass es nicht ganz unrichtig ist, wenn schon Heusinger [4] dem Landsalamander schwielenar-

---

[1] Molche der Württemb. Fauna. pag. 69. Anmerk.

[2] Revision der Salamandridengattungen. Mém. d. l'acad. imp. d. St. Pétersbourg. 1870. p. 32.

[3] Vergl. Figur 10.

[4] Histologie, Theil 2, pag. 228. Linné sagt ganz richtig von *Salamandra*

tige Verdickungen an den Zehen zuschreibt. Da auch hier die Oberfläche der Leberhaut in ein zartes hohes Blätterwerk sich erhebt[1], so nimmt die Epidermis, indem sie durch die netzförmige Verbindung der Blätter oder Leisten in ihren tieferen Schichten wie in Haufen zerlegt wird, im abgezogenen Zustande und von unten betrachtet, ein drüsenähnliches Aussehen an[2].

Die Gattung *Bufo* zeigt Verdickungen der Epidermis an der Daumenschwiele, den Zehenspitzen und dem freien Rand der gekerbten Schwimmhaut, sowie Reliefbildungen auf den Zellen.

Indem ich jetzt die bezüglichen Zeichnungen vorlege, bemerke ich hierzu, dass bei *Bufo vulgaris* die oberen Lagen der Epidermis der Daumenschwiele sehr stark verhornt und braun sind, weshalb wohl Wagler von »Knorpelstacheln« spricht. Die unteren Lagen sind wie immer hell und farblos. Die Sculpturen der Zellen sind Buckel, welche sich gegen die Spitze der Papille hin in förmliche Stäbe oder Stümpfe verlängern. Nach den Seiten der Papille flachen sie sich zu schuppigen Hervorragungen ab[3]. Bei *Bufo calamita*, wo die Oberhaut der Zehenspitzen wieder sehr stark verhornt, daher braun und manchmal fast schwarz ist, was schon die älteren Schriftsteller wie Laurenti und Schneider für die Art richtig hervorheben, sind die Vorsprünge der Zellen auf den Warzen der Daumenschwiele niedriger und breiter[4]; während bei *Bufo variabilis* sie sich wieder mehr der Form von *Bufo vulgaris* nähern.

Des Vergleiches wegen habe ich zu den Abbildungen über die Epidermis und ihre Sculptur an den Zehenspitzen von *Bufo calamita* und *Bombinator igneus*[5] auch einige Zellen aus der Fusssohle und dem Rücken des *Bufo vulgaris* mit ihren Reliefbildungen zur Anschauung gebracht[6], endlich auch die ebenfalls von mir nach Form und Vorkommen beschriebenen kammartigen Erhebungen auf den Epidermiszellen von *Bombinator igneus*[7].

Zur Erklärung der über die Gattung *Rana* mitfolgenden Abbildungen[8] sei auszugsweise wiederholt, dass die Mitte der Zellen eine höckerige Sculptur zeigt, in der Weise, dass bei *Rana platyrrhinus* jedes Höckerchen auf den Zellen, welche der Spitze der Papillen zu-

---

maculosa »ungues neque in palmis, neque in plantis adsunt«. Gegenwärtig begegnet man der Angabe, dass bei *Salamandra* Andeutungen von Nägeln sich finden; ich vermag hiervon auch nicht eine Spur wahrzunehmen.

[1] Figur 28. [2] Figur 29. [3] vergl. Figur 15. [4] Figur 16.
[5] Man sehe Figur 8 (*Bufo calamita*); Figur 9 (*Bombinator igneus*).
[6] Fig. 5, Fig. 6. [7] Fig. 24. [8] Fig 21, Fig. 22, Fig. 23.

nächst liegen, sich in einen kleinen Kegel auszieht. Bei *Rana esculenta* sind die Einzelbuckelchen merklich grösser als bei vorgenannter Art. Ueber *Rana oxyrrhinus* werde ich ein ander Mal berichten.

7. Drüsen.

Die sonst so allgemein über die Hautfläche sich weg erstreckenden kleinen Drüsen von rundlicher Gestalt[1]) vermisste ich bei einigen Arten an der Rückenfläche der Finger- und Zehenglieder.

Eine andere Eigenthümlichkeit der Zehen im Hinblick auf die gedachten Organe äussert sich darin, dass sich die Retortenform der Drüsen in die Schlauchform hinüberbildet. Derartige schlauchförmige Drüsen erstrecken sich in den Zehenspitzen des *Triton* von der Haut bis nahe an die Knochen.

Bei *Salamandra maculosa* stehen zwar in der Haut der Zehen oben und unten die kleinen rundlichen Drüsen, aber im Zehenballen selbst fehlen nicht blos die rundlichen, sondern auch die hier zu erwartenden schlauchförmigen Drüsen[2]). Käme nicht bei *Salamandra atra* und bei den Kröten (z. B. *Bufo variabilis*) das oben erwähnte Leistenwerk zugleich mit den Schlauchdrüsen vor, so könnte man annehmen, dass bei *Salamandra maculosa* die Schlauchdrüsen in gewissem Sinne ersetzt wären durch die zelligen Ausfüllungen der Zwischenräume des Leistenwerkes[3]).

Bei *Salamandra atra*, allwo sich die Zehenballen noch mehr polsterartig verdicken, liegt in der Wölbung eine Anhäufung der Schlauchdrüsen[4]). Das Ganze bietet nicht geringe Aehnlichkeit mit dem, was man bei *Hyla arborea* in der Zehenscheibe sieht, dar, ja ich meine sogar auch bei *Salamandra* eine feine Ringfurche am Ballen wahrzunehmen.

Die Schlauchdrüsen in den Endballen oder Tellern (Pulvilli, Disci der Autoren) wurden von mir schon früher an *Hyla arborea* erörtert. Auch in den andern Ballen, welche hier so stark an der Beugeseite der Finger und Zehen vorspringen (Tubercula) haben die Drüsen dieselbe Schlauchform, wie denn überhaupt sämmtliche Finger- und Zehenhöcker, was das Epithel, die Lederhaut und Drüsen anbetrifft, zu ein und derselben Bildung gehören. Am Endballen

---

[1]) a. a. O. wurden die verschiedenen Arten der Hautdrüsen näher abgehandelt.

[2]) vergl. Fig. 27. [3]) Fig. 28 *e*. [4]) Fig. 26 *c*.

treten nur durch die Stellung der letzten Phalanx und die sich ansetzenden Muskeln besondere Verhältnisse ein, wodurch, wie die älteren Zoologen[1] sich ausdrücken, die »Tellerform nach Willkür wandelbar ist«. Der Vorsprung auf der Rückenfläche des letzten Fingergliedes rührt von der Spitze der aufwärts gerichteten letzten Phalanx her.

Bei *Bufo variabilis*[2] gleichen die Drüsen der Zehenspitzen langhalsigen Retorten, weshalb man dieselben, so lange nur das runde beutelige Ende zur Ansicht vorliegt, den sackartigen Formen anreihen wird. Durch den lang ausgezogenen vorderen Abschnitt nähern sie sich aber immerhin den schlauchförmigen Drüsen.

An den Ballen der Vorderbeine des *Alytes obstetricans*, welche durch Zurücktreten des Pigmentes hell aussehen, erhebt sich die Lederhaut in Leisten, wodurch die Epidermis in die mehrmals besagten scheinbaren Drüsen zerlegt wird. Es besitzen aber die Ballen in ihrer bindegewebigen Grundlage wirkliche Schlauchdrüsen.

Die Schwimmhaut bei *Bombinator igneus* hat, gleichwie die Hintergliedmassen überhaupt, vom Knie abwärts, eine gewisse dickliche Beschaffenheit, was nicht etwa von stärkerer Muskulatur herrührt, sondern von der besonderen Entwicklung der Hautdrüsen. Ihre Grössenzunahme an der Rückenfläche des Unterschenkels entspricht der Unterschenkeldrüse bei der Gattung *Bufo*[3]. Hingegen zeigt sich auch noch in der Fusssohle selber eine solche Drüsenportion und diese ist dem *Bombinator* eigenthümlich; bei *Bufo vulgaris* sind an gleicher Stelle nur einzelne der Hautdrüsen etwas grösser geworden. Immerhin kann auch bei letztgenannter Art die Planta pedis ein ähnliches gequollenes und verdicktes Aussehen haben, wie bei *Bombinator*, welche Auftreibung aber hier ihren Grund nicht in der Entwicklung der Drüsen hat, sondern durch angesammelte Lymphe bedingt wird.

Eine Abänderung der Schlauchdrüsen ins Grosse stellen die Schläuche des Daumenwulstes dar[4]. Die einzelnen Drüsensäcke münden niemals auf den Papillen, sondern immer zwischen

---

[1] Z. B. Schrank in der Fauna boica.

[2] Figur 1, *d*.

[3] Bei *Bufo vulgaris* und *Bufo calamita* ist die Unterschenkeldrüse wohl entwickelt, bei *Bufo variabilis* nur in Andeutung vorhanden. Auch eine Vorderarmdrüse bemerkt man deutlich bei *Bufo calamita*, während bei *Bufo variabilis* kaum eine Spur wahrzunehmen ist.

[4] vergl. Figur 25.

den Papillen aus. Die Epithelzellen der Schläuche sind lange, bald körnig gefüllte, und alsdann dunkle, bald mehr helle Cylinderzellen; im Halstheil der Drüse sind sie um vieles niedriger geworden. Auf eine eigenthümliche Sonderung des Zelleninhaltes in eine Art Rinde und Mark, und sodann wieder der ersteren in Querstücke habe ich schon früher hingewiesen und erscheint gegenwärtig in *d* bei Figur 25 versinnlicht.

II. Der Fersenhöcker.

Am Innenrand der Hinterfüsse der Batrachier findet sich ziemlich allgemein eine Bildung, welche unter dem Namen des Fersenhöckers am bekanntesten ist und in Grösse und Form nach den einzelnen Gattungen und Arten abändert. Ueber die morphologische Bedeutung dieses Theiles gehen die Ansichten auseinander und auch den folgenden Zeilen wird es kaum gelingen, dieselbe ganz fest zu stellen, wohl aber mögen sie zeigen, wie schwierig es überhaupt ist, eine bestimmte Ansicht aussprechen zu wollen.

1. Aeussere Gestalt.

In der Gattung *Triton* erscheint der Fersenhöcker unter den Arten der deutschen Fauna am ausgeprägtesten bei *Tr. helveticus* Raz., worüber ich das Nähere bereits an einem anderen Ort berichtet habe[1]. Noch stärker zeigt er sich bei dem südeuropäischen *Tr. Rusconii* Gené entwickelt.

Bei *Hyla arborea* L. ist der Höcker wenig ausgebildet.

In der Gattung *Bufo* springt gedachter Theil unter den einheimischen drei Arten am meisten bei *B. vulgaris* Laur. vor; er ist hier länglich, hat ein abgerundetes Ende, die Farbe geht nach vorn und einwärts öfters ins Dunkelbraune, fast Schwarze über[2]. Bei *B. calamita* Laur. erscheint er mehr rundlich, kürzer und stumpfer als bei *B. vulgaris*. Endlich bei *B. variabilis* Pall., allwo er sich, was die Ausbildung im Allgemeinen anbetrifft, dem von *B. calamita*

---

[1] Molche der Württemb. Fauna, pag. 10, pag. 69.

[2] Bei dem von Schinz aufgestellten *Bufo alpinus*, doch wohl nur Varietät von *B. vulgaris*, scheint der Fersenhöcker besonders gross zu sein: es liege eine grosse, lange, glänzend schwarze Warze, gleichsam der Anfang einer sechsten Zehe, an der äusseren Zehe der Hinterfüsse und unterscheide deutlich den *Bufo alpinus* von *B. vulgaris*. Schinz, Europäische Fauna 1840.

nähert, zeigt er doch eine mehr längliche Form und ist dabei etwas höher.

In der Gruppe der Bombinatoren stellt der Theil bei *Bombinator igneus* Rös. einen nur winzigen Höcker dar und man kann sagen, dass gedachte Bildung hier unter den sämmtlichen einheimischen Fröschen und Kröten am kleinsten ausgefallen ist. Und so begegnen wir auch bei *Alytes obstetricans* Laur. nur einem rundlichen niedrigen Ballen. Hingegen ist der Knorren bei *Pelobates fuscus* Rös. gross. schaufelförmig und mit einem Hornkamm versehen und wegen dieser characteristischen Gestalt auch von jeher bemerkt und als »Sporn, hornartige Klaue, Schaufel« und dergleichen bezeichnet worden.

Und auch für die Arten der Gattung *Rana* wird der Fersenhöcker durch typisches Festhalten in der Form für die Systematik von Werth Die vergleichende Untersuchung ergibt, dass er bei *R. esculenta* L. bedeutend vorspringt und dabei seitlich zusammengedrückt oder schaufelförmig ist. An *R. agilis* Thom. ist er ebenfalls sehr stark, hart und zeigt die Form eines länglichen Wulstes. An *R. oxyrrhinus* Steenstr. [1] ist er abermals sehr kräftig entwickelt, aber ähnlich wie bei *R. esculenta* zusammengedrückt und daher schaufelförmig. Endlich bei *R. platyrrhinus* Steenstr. erscheint er schwach, weich und von Gestalt eines länglichen Wulstes.

2. Innerer Bau.

Was ich mir über den Bau des Fersenhöckers der genannten Arten angemerkt habe, ist Folgendes.

Bei *Hyla arborea* vermisst man ein Knorpelstück im Innern. Der Höcker besitzt nur, gleich dem ihm gegenüberstehenden kleinen Höckerchen, Hautdrüsen, welche aus einem länglichen Beutel und einem davon sich abschnürenden langen Hals bestehen.

Der Knorren bei *Bufo vulgaris*, senkrecht durchschnitten, lässt zu innerst einen knöchernen Skelettheil erkennen, dessen abgerundete Spitze knorpelig ausgeht [2]. Das anschliessende Bindegewebe [3] hat

[1] Ich werde in Bälde an einem anderen Orte den Nachweis führen, dass *Rana oxyrrhinus* als eine ebenso gute und scharf begrenzte Art anzusehen ist, wie die von Niemandem angezweifelte *Rana esculenta*.

[2] Man vergleiche Fig. 3 *f*.

[3] Fig. 3 *e*.

in der Gruppirung der Bündel Aehnlichkeit mit Sehnen, was noch weiter sich darin zeigt, dass zahlreiche Nester von Knorpelzellen zwischen die Streifen eingebettet sind. Darauf folgt ein mehr lockeres Bindegewebe mit den gewöhnlichen rundlichen Drüsen [1] und der Gefässausbreitung [2]. Diese Schicht erhebt sich in ziemlich hohe, aber schmale Leisten, die auf dem senkrechten Schnitt sich wie fadenförmige Papillen ausnehmen. Die Epidermis ist verdickt und zerfällt deutlich in eine weiche untere und in eine härtere obere Lage. — Der Höcker, welcher dem Fersenknorren gegenübersteht, entbehrt des Skelettheiles. Er besteht, wie ebenfalls Durchschnitte am besten lehren, aus einer dicken Lage von Epidermis, deren oberste Zellen braun, platt und ohne Sculptur sind. Die darauf folgende Lederhaut ist wenig pigmentirt und ohne Leistenbildung; ihr derbes festes Bindegewebe ist nicht mehr regelmässig aufgeschichtet, sondern zeigt sich mannigfach durchflochten. Die Drüsen sind klein und von rundlicher Form; dass noch Blutgefässe und Nerven zugegen sind, ist selbstverständlich. Mit diesem Höcker stimmen alle übrigen Tuberkeln, welche an der Hand- und Fussfläche vorkommen, im Bau überein.

Der Fersenknorren von *Bufo calamita* besitzt eine dicke Epidermis; die Zellen der Hornschicht sind platt, mit ebenfalls sehr platten Kernen; die äussersten Lagen haben eine braune Farbe und sind zu Cuticularplättchen umgewandelt. Die Lederhaut erhebt sich in Leisten, in welche hier auch die Blutgefässe aufsteigen. Rundliche Drüsen gehen über den ganzen Ballen weg; ins Innere erhebt sich ein knorpeliges Skeletstück.

Bei *Bufo variabilis* sind die histologischen Verhältnisse im Wesentlichen wie bei der vorgenannten Art.

Ueber den Bau des in Rede stehenden Theiles von *Pelobates fuscus* habe ich schon vor Jahren einige Mittheilungen gegeben [3], die ich jetzt zu vervollständigen im Stande bin [4]. Man unterscheidet an Durchschnitten:

1) Die Epidermis, welche seitlich zusammengedrückt einen hohen Kamm erzeugt, der sich schon für's freie Auge als durchscheinender Hornsaum ankündigt [5]. Die Elemente der hellen Hornschicht sind durchaus glatt. Von einer Cuticularlage lässt sich kaum spre-

---

[1] Fig. 3 *c*. [2] Fig. 3 *d*. [3] Histologie pag. 163.
[4] Man vergleiche Fig. 11, Fig 5.
[5] Fig. 11 *a*, Fig. 5 *a*.

chen, will man nicht die äussersten Zellen selber, welche sehr platt sind und wie zusammengewachsen. Cuticula nennen. Die Schleimschicht [1]) darunter hebt sich als eine bestimmte Zone ab, da ihre Zellen, sowohl die unteren länglichen als auch die oberen rundlichen, trübkörnig erfüllt sind.

2) Die Fortsetzung der Lederhaut, mit etwas Pigment versehen, ist sehr dünn, erhebt sich aber in Leisten [2]). Die Drüsen fehlen unterhalb des eigentlichen Kammes; sie beginnen erst wieder da, wo die Epidermis ihre Dicke verloren und die gewöhnliche dünne Beschaffenheit angenommen hat [3]).

3 Der schaufelförmige Knochen [4]) im Innern, eigentlich verkalkter Knorpel, entwickelt mit dem rein knorpelig bleibenden Saum einen hohen Kamm, entsprechend der gleichen Bildung der Epidermis. Am Rande verändert sich der Hyalinknorpel in einen Faserknorpel, zwischen dessen Streifen sich die Zellen, genauer Kerne und umgebendes Protoplasma hineinziehen [5]).

4) Ein Muskel setzt sich mit langer Sehne an den schaufelförmigen Knochen an [6]).

Bei *Alytes obstetricans* ist der Epidermisüberzug des Höckers zwar dicker als sonst an der Haut, aber verglichen mit *Bufo* und *Rana*) doch dünn. Die Zellen der Hornschicht sind alle glatt. Im Innern des Vorsprunges selber befindet sich nichts von einem Knorpel oder Knochen. Das rundliche Grundstück des Höckers aber, welches dem Tarsalrand des Fusses angehört, wird wohl kaum fehlen. Im eigentlichen Ballen vertritt ein derbes, sehniges Gewebe die Stelle des Knorpels. Nach aussen von diesem folgt lockeres Bindegewebe mit zahlreichen Blutgefässen und Drüsen. Die Lederhaut erhebt sich wie an den Ballen des Vorderfusses in Leisten.

Der Fersenhöcker des *Bombinator igneus* zeigt, trotz der geringen Grösse im Innern einen verkalkten Knorpel. Die Lederhaut erhebt sich in Papillen, welche platt sind, zum Theil mehr leistenförmig und am freien Ende unregelmässig mehrspitzig [7]). Die äussersten Epidermiszellen besitzen eine Sculptur in Form einer Höckerplatte.

Bei der Gattung *Rana* begegnen uns an dem Fersenhöcker Eigen-

---

[1]) Fig. 11 *b*. [2]) Fig. 12 *b*. [3]) Fig. 11 *f*.

[4]) Rösel, der Entdecker des Thieres, hat (Hist. ranarum nostr. Tab. XIX Fig. 9) den Knochen bereits abgebildet.

[5]) Figur 12 *c*, *d*, *e*. [6]) Fig. 12 *g*. [7]) vergl. Fig. 4.

thümlichkeiten des feineren Baues, durch welche sie sich von der Gattung *Bufo* unterscheidet. Dahin gehört: Die äussersten Zellen der Epidermis sind nicht platt, sondern von prismatischer Form mit Wölbung der freien Fläche und letztere trägt ein deutliches, hervorgewölbtes Cuticularkäppchen. Mehr gemeinsam den beiden Gattungen ist, dass unterhalb der Lederhaut, in welche sich nicht nur die Blutgefässe, sondern auch die Drüsen verbreiten, eine Art Bindegewebe folgt, welches der histologischen Beschaffenheit nach einerseits zwischen eigentlichem Bindegewebe und Knorpel steht und an jene Form erinnert, welche ich zuerst aus dem Gehörorgan verschiedener Wirbelthiere angezeigt habe, andererseits auch mehr dem gallertigen Bindegewebe sich nähert. Zu innerst befindet sich der Kalkknorpel.

Und was die einzelnen Arten anbelangt, so sehen wir bei *Rana agilis* [1] die Höcker in der Hand- und Fussfläche durchaus von so bedeutender Entwickelung, dass die genannte Species hierin die nächst verwandte *Rana oxyrrhinus* übertrifft. Die histologische Untersuchung deckt auf, dass die Eigenthümlichkeiten der gewöhnlichen Tuberculа sowie des besonders umfänglichen und stark vorspringenden Fersenhöckers namentlich auf der Umbildung der Epidermis beruht. Ueber den beiden Arten von Höckern erscheint die Oberhaut verdickt und ihre Endzellen, von kurz cylindrischer Form, entwickeln eine entsprechend hohe Cuticularschicht [2]; die tieferen Zellen zeigen zackig-strahlige Ränder; die Hornschicht zerfällt in mehrere Lagen, wodurch wohl die Einleitung zur nächsten Häutung gegeben ist: die untersten Zellen der Schleimschicht sind cylindrisch. In der Lederhaut stehen die Drüsen gehäuft, und ihr Hals erscheint lang ausgezogen und abgesetzt [3]. Das Epithel des beutelförmigen Endes besteht aus langen Cylinderzellen; im halsartig abgeschnürten Ausführungsgang aus niedrigen Zellen. Unterhalb der Lederhaut verbreitet sich eine dicke Lage festeren Bindegewebes. Dann folgt zu innerst der Kalkknorpel, der sich bei dieser Art durchaus nicht so umfäng-

[1] Die zuerst von Thomas (Ann. d. sc. nat. Ser. 4, Tom. IV, 1855) als *Rana agilis*, dann von Fatio (Rev. et mag. d. Zoologie 2 Ser. Tom. XIV, 1861) als *Rana gracilis* aufgestellte Art scheint nur südlicheren Gegenden anzugehören, wenigstens habe ich in den von mir durchsuchten deutschen Landstrichen diesseits der Alpen das Thier noch nicht angetroffen. Es steht mir bisher überhaupt nur ein einziges Exemplar, Weibchen, zu Gebote, welches aus den Euganeen stammt; doch habe ich aus der Untersuchung desselben die Ueberzeugung geschöpft, dass es sich um eine wirkliche Species handelt.

[2] Fig. 13 *a*. [3] Fig. 13 *d*.

lich zeigt, als man nach der Grösse des Fersenhöckers erwarten sollte. Der Knorpel steht in Höhe und Breite stark hinter dem von *R. esculenta* und *R. oxyrrhinus* zurück und nähert sich vielmehr dem von *R. platyrrhinus*. Die bedeutende Schwellung des Fersenhöckers bei *R. agilis* beruht auf der Stärke des häutigen Ueberzuges, welcher im Einklang mit der Beschaffenheit der übrigen Zehenhöcker besonders dick ist.

Der Fersenhöcker von *Rana oxyrrhinus* unterscheidet sich wie oben angegeben durch Grösse und Form bedeutend von jenem der *R. platyrrhinus* und der *R. agilis*, ohne im eigentlichen histologischen Bau einen specifischen Character anzunehmen. Im Innern liegt der kalkig-knorpelige Skelettheil, welcher breit, hoch und schaufelförmig von Gestalt ist. Er sitzt auf einem zweiten oder Basalstück, das zugleich einen gelenkflächigen Ausschnitt für das Metatarsale der fünften Zehe besitzt. Der äussere oder eigentliche Knochen des Fersenhöckers wird zunächst von einem festeren, streifigen, weiterhin von einem gallertigen Bindegewebe umzogen, das nach oben und einwärts vom Knochen sich zu einer wulstartigen Lage ansammelt, welche zahlreiche Blutgefässe einschliesst. Der Reichthum an Blutgefässen bildet am lebenden Thier schon für's freie Auge ein deutliches röthliches Netz, welches durch das Grau der darüber liegenden Schichten hindurchschimmert. Die Fortsetzung der Lederhaut, welche weiter nach aussen anschliesst, entwickelt auf der freien Fläche Papillen. Die Drüsen gehen fast über den ganzen Fersenhöcker weg und scheinen nur an der eigentlichen Kante zu fehlen.

Und so sei auch noch bezüglich der *Rana platyrrhinus* mitgetheilt, dass am Fersenhöcker die äussersten Zellen der mässig dicken Epidermis mit halbkugligem Ende vorquellen und einen ausgesprochenen Cuticularüberzug haben. Und wie bei den anderen Arten beginnt diese Form der Zellen deutlich erst am Fersenhöcker (und den übrigen Tuberkeln), um jenseits derselben wieder aufzuhören und den gewöhnlichen flachen Zellen Platz zu machen. Unter der, wie immer, in Horn- und Schleimschicht zerfallenden Epidermis folgt das Corium und ein lockeres Bindegewebe mit zahlreichen Blutgefässen und Drüsen. Das Corium erhebt sich kaum in Leisten, sondern nur in vereinzelt stehende Papillen. Der Kalkknorpel ist klein und es findet sich zwischen ihm und der erwähnten, die Drüsen und Blutgefässe tragenden Schicht, eine dicke Lage festeren Bindegewebes, das wie aus einer Umbildung des Knorpels — Umwandlung der Hyalinsub-

stanz in Streifenzüge — hervorgegangen zu sein scheint. Jedenfalls liegen anfänglich zwischen den Balken des Bindegewebes noch Knorpelzellen.

Zur Veranschaulichung des grossen Unterschiedes, welcher in der Beschaffenheit der Epidermis zwischen den Höckern und der gewöhnlichen dazwischen liegenden Hautoberfläche besteht, habe ich zu Figur 13 Zehenhöcker von R. agilis) noch Figur 14 (Schnitt durch die gewöhnliche Fussfläche) gestellt.

3. Entwickelung.

Mit Rücksicht auf frühere Zustände des Fersenhöckers wurden von mir blos die Larven von *Pelobates fuscus* untersucht. Bei den bereits vierbeinigen Larven hat der Knorren schon ganz die typische Ausprägung, wie sie der Gattung zukommt; auch die Hornschwiele ist schon da, nur dass selbstverständlich alles kleiner und weicher ist. Greifen wir nach jüngeren Stadien, so findet man auch bei zweibeinigen Larven, deren Hinterfüsse schon einige Länge und Ausbildung haben, bereits das spätere Verhalten deutlich ausgedrückt. Wählen wir aber solche zweibeinige Larven aus, welche in ihrem Alter zwischen dem bei Rösel in den Figuren 8 und 9 vorgestellten Stadien sich befinden und allwo die Gliedmassen erst vor Kurzem hervorgesprosst sind, so bietet der Knorren für's freie Auge und besser für die Loupe in seinem Grössenverhältniss und sonstiger Beschaffenheit das Aussehen einer letzten kurzen Zehe dar; selbst das Pigment vertheilt sich in gleicher Anordnung über den Knorren hin wie über die Zehen. Wir werden gewahr, dass, je kürzer, stumpfer und dicklicher noch die ersten Zehen sind, um so ähnlicher ist der Knorren einer wirklichen Zehe. Erst mit dem Auswachsen und Dünnerwerden der Zehen und andererseits der Fortentwickelung des Knorrens zu seiner schaufligen typischen Form vermehrt sich die Unähnlichkeit.

Für die Deutung des zweiten Skeletstückes des Knorrens ist es von Werth an dem durch Reagentien aufgehellten Fuss zu sehen, dass der Knochen jetzt noch rein knorpelig ist und darin mit der Endphalanx des fünften Fingers übereinstimmt. Die erste und zweite Phalanx, sowie die Metatarsalknochen, dann Fersen- und Sprungbein, sowie selbstverständlich Schien- und Wadenbein, endlich der Oberschenkel selbst haben im Mittelstück bereits eine Knochenrinde angenommen.

4. Die Ansichten anderer Beobachter.

Vielleicht ist es Rösel[1] gewesen, welcher zuerst des uns hier beschäftigenden Theiles Erwähnung thut. Indem er das Skelet des *Bufo vulgaris* bei ihm »blatterichte Landkröte«, anfertigt und beschreibt, gedenkt er von dem Hinterfuss »einer besondern Afterzehe, welche aus zwei Gelenken besteht«.

Bekannter ist, dass Linné[2] mehreren Arten seines Genus *Rana* den Character beilegt, die Hinterfüsse seien sechszehig: »plantis hexadactylis«.

Schon Schneider[3] erklärt sich gegen die von Linné gegebene Deutung und will nur gewöhnliche »verrucae seu tubercula«, in diesem Vorsprung erblicken.

Cuvier[4] hingegen nennt die Bildung ausdrücklich wieder den Rest einer sechsten Zehe: ». . . . ont quelquefois le rudiment d'un sixième doigt«. Auch Meckel[5] stimmt dieser Auffassung bei.

Menke[6] in einer Erörterung über *Rana rubeta* erklärt in bestimmter Weise: »an jedem Hinterfusse sind zwar offenbar sechs Zehen, aber nur fünf derselben sind vollständig ausgebildet«.

Am ausführlichsten geht Michahelles[7] in die obschwebende Frage ein und nimmt entschieden Partei für die Ansicht, dass man es mit dem Rudiment einer sechsten Zehe zu thun habe. Es sei somit die gewöhnliche Annahme, der zufolge höchstens fünf Zehen vorhanden seien, einfach falsch.

Und so wird auch noch von diesem und jenem Forscher z. B. von Brandt der Theil als sechste Zehe aufgefasst, während wieder andere Zoologen fortfahren, fraglicher Bildung nur den Rang einer Warze, Schwiele oder Sporn zuzugestehen. Manche scheinen auch schwankend in ihrer Ansicht geblieben zu sein: Pallas z. B. spricht von »callus seu spurius digitus«.

---

[1] Hist. ranarum nostratium, 1758, pag. 96.

[2] In der sechsten Ausgabe des Systema naturae und bis zur zwölften, von ihm noch besorgten Auflage, in letzterer anmerkungsweise mit einem Zusatz: »obscure hexadactylae«.

[3] Hist. amphib. nat. et liter. 1799. pag. 93.

[4] Le regne animal distribué d'après son organisation, Paris 1817.

[5] System der vergleich. Anatomie 1824.

[6] Zeitschrift Isis 1827 pag. 172.

[7] Zeitschrift Isis 1830 pag. 807.

Ganz abweichend ist die Ansicht Duges': »me paraissent être le deuxième et le premier cunéiformes« [1].

Zuletzt und fast gleichzeitig haben zwei Anatomen, beide durch eingehende Studien über das Skelet der Batrachier zur Abgabe eines Urtheils besonders berechtigt, über unseren Gegenstand sich ausgesprochen. Und abermals ist dasselbe ebenso verschieden wie bei den Vorgängern ausgefallen. Ecker [2] nämlich erklärt, dass er in den Knochen des Fersenhöckers die Rudimente einer grossen Zehe erblicke. Nach Gegenbaur [3] hingegen handelt es sich um Bildungen, welche in die Kategorie von Sesambeinen oder accessorischen Verknöcherungen gehören und durchaus nicht zu typischen Skelettheilen.

Das Nachfolgende mag den Standpunct bezeichnen, von dem aus ich den in Rede stehenden Theil betrachte.

5. Die Deutung des Fersenhöckers.

Die blosse Berücksichtigung des äusseren Verhaltens kann uns zur Ansicht leiten, dass der Fersenhöcker mit den sonst in der Hand- und Fussfläche auftretenden Höckerbildungen ein und dasselbe sei. Auch die histologische Untersuchung des Hautantheils würde eine solche Deutung rechtfertigen. Denn es kehrt hier wie dort die Verdickung der Epidermis wieder und gewisse feinere Abänderungen ihrer Elemente, wie das oben nach den Arten erörtert wurde; ebenso bietet die Lederhaut mit ihren Drüsen und Gefässen und was sonst in Betracht zu kommen hat, keine wesentlichen Verschiedenheiten zwischen den Tubercula und dem Fersenhöcker dar. Von dieser Seite könnte man sonach den Fersenhöcker unbedenklich als den ersten unter den Tubercula — primus inter pares — ansehen.

Die Beantwortung der Frage wird aber schwieriger, wenn wir auch die dem Fersenhöcker zu Grunde liegenden Skelettheile in Rechnung bringen. Im Innern steckt bei den Anuren verkalkter Knorpel, im Allgemeinen von länglicher Gestalt, der einem kleineren rundlichen dem Rande des Tarsus anliegenden Stück aufsitzt. Der

---

[1] Rech. sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens, Paris 1834.

[2] Anatomie des Frosches, Braunschweig 1864.

[3] Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Erstes Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.

letztere scheint durchweg vorhanden zu sein, während der erstere da und dort mangelt.

Sind die Knorpel- oder Knochenstücke Sesambeine oder typische Skelettheile? Gegenbaur spricht sich wie erwähnt dahin aus, dass die Knorpelstücke nicht zu den eigentlichen Theilen des Fussskeletes gerechnet werden können. In Erwägung dessen, was der Fuss der Larven bietet, ferner im Hinblick auf den Umstand, dass der Fersenhöker individuell zu einer wirklichen überzähligen Zehe auswachsen kann, möchte man sich Ecker und Andern anschliessen, welche in dem Fersenhöcker ein Zehenrudiment oder umgebildete sechste Zehe erblicken und man hätte sodann die Knochenstücke als typische Theile des Skelets zu betrachten.

An den zweibeinigen Larven nämlich von *Pelobates fuscus* aus frühester Zeit hat nach dem oben Vorgebrachten der Knorren die grösste Aehnlichkeit mit der nächsten, noch ebenfalls kurzen und dicken Zehe. Und dass der Höcker in eine echte überzählige Zehe auswachsen kann, geht aus der Beobachtung hervor, welche in der Schrift van Deen's [1] über einen monströsen Wasserfrosch niedergelegt ist. Dort wird der Hinterfuss einer sonst normalen *Rana esculenta* abgebildet, bei welcher eine »überzählige Zehe« vorhanden ist. Es hat sich demnach bei diesem Individuum der Fersenhöcker zu einer wirklichen Zehe entwickelt, und der Hinterfuss ist in der That sechszehig geworden. Van Deen fand diesen Frosch unter einer Zahl von ungefähr 600 Exemplaren, welche auf äussere Abnormitäten durchgangen wurden.

Auch will ich zur weiteren Stütze der Ansicht, es sei der Fersenhöcker gleich einer sechsten Zehe nicht unerwähnt lassen, dass auch der Fuss von Reptilien in seltenen Fällen nicht fünf-, sondern sechszehig befunden wurde. Als Beispiel mag das Exemplar von *Gongylus ocellatus* angeführt werden, welches v. Heyden in Spanien sammelte und durch Böttger [2] jüngst beschrieben und abgebildet wurde. Dort haben in ganz auffallender und deutlichster Weise alle vier Füsse sechs, mit Nägeln versehene Zehen, wobei der Verfasser auch auf

---

[1] Anatomische Beschreibung eines monströsen sechsfüssigen Wasserfrosches (Rana esculenta). Leiden 1838. Taf. II F. 12 *b*, 11.

[2] Zehnter Bericht d. Offenbacher Vereins für Naturkunde. 1869. (Böttger, Beitrag z. Kenntniss d. Reptilien Spaniens u. Portugals.)

die Möglichkeit hinweist, diesen Fall für die Descendenztheorie verwerthen zu können [1].

Und wenn ich jetzt noch im Näheren die zwei Knochen- oder Knorpelstücke deuten sollte, welche der »sechsten Zehe« zu Grunde liegen, so würde ich das untere oder hintere Stück ein Tarsale nennen und das anschliessende oder den eigentlichen festeren Kern des Höckers als eine umgebildete Endphalanx ansehen, daher nicht als ein Metatarsale. Hierfür spricht, dass der Knochen zum Träger des aus Lederhaut und verdickter Oberhaut bestehenden Höckers wird und an den Larven gleich den Endphalangen der anderen Zehen noch wie knorpelig zu einer Zeit bleibt, in der die Metatarsalia bereits eine Knochenrinde angenommen haben.

Die Weise der Betrachtung wie sie eben dargelegt erscheint, entbehrt gewiss nicht der Begründung und doch darf man misstrauisch gegen die Schlussfolgerungen werden, sobald wir auch die bei den Urodelen bestehenden Verhältnisse mit berücksichtigen.

Bei genannter Gruppe kommt ebenfalls eine Art sechster Zehe vor, entweder nur unter der Form eines geringen Höckers, der bei den einheimischen Arten an *Triton helveticus* noch am meisten hervorspringt, oder bei dem südeuropäischen *Triton* (Euproctus) *Rusconii* von solcher Entwickelung ist, dass er schon von Gené, dem ersten Beschreiber des Thieres, als Sporn bezeichnet wird. Der fragliche Höcker bei den einheimischen Arten ist ohne knorpelige Grundlage, der von *Triton Rusconii* hat im Innern einen entwickelten Knorpel, welcher bis hart an die Grenze der Lederhaut geht, so dass die Epidermis fast unmittelbar darauf liegt. Wer bei dieser Untersuchung stehen bleibt könnte sogar eine Stütze für die obige Deutung in letzt genanntem Umstande finden wollen, weil sich so die Anwesenheit eines Skelettheiles in der »sechsten Zehe« als etwas noch allgemeineres darzustellen scheint. Allein die weitere Prüfung lehrt, dass der Skelettheil bei *Triton Rusconii* nichts mit dem Tarsus zu thun hat, sondern wie schon aus der zurückstehenden Lage zu entnehmen ist, dem Unterschenkel angehört. Bereits Gené hat den Theil als Sporn der Tibia bezeichnet: »tibiis calcaratis«. Es ist in der That blos ein kammartiger Vorsprung des Unterschenkels.

Man sieht somit, dass wir nach zwei verschiedenen Seiten hin eine Vorstellung über die sechste Zehe ausbilden können. Entweder

---

[1] Nur nebenbei sei daran erinnert, dass auch beim Menschen, durch ganze Familien hindurch, ein sechster Finger beobachtet wurde.

wir denken uns eine, jenseits des fünffingerigen Zustandes zurückliegende, noch mehr vielfingerige Anordnung der Gliedmassen der Amphibien, und die sechste Zehe wäre dann eine Art Rückschlag auf die ältere Form; oder wir sehen uns zweitens auf physiologischem Boden nach einer Erklärung um. Die Weise eines Thieres zu leben wirkt auf die Organisation zurück und so könnte zum Zwecke des Grabens oder zu geschlechtlicher Leistung, ein andermal als Waffe ein solcher Vorsprung sich entwickeln, bald vom Unterschenkel, bald von der Fusswurzel her. Die Bildungen, welche als »sechste Zehe« gelten, wären somit nur physiologisch mit einander zu vergleichen, während es morphologisch untereinander verschiedene Theile sind.

Auch noch andere Thatsachen als die mitgetheilten sprechen dafür, dass die Entstehung fingerartiger Gebilde im Bereich der Gliedmassen der individuell erworbenen Organisation angehören mag.

So hat v. Siebold [1] bereits vor langen Jahren in seiner Doctordissertation Füsse von Wassermolchen mit gegabelter Zehe beschrieben, ja einen Fall, wo sogar aus dem Knie zwei Zehen hervorgesprosst waren. Ich könnte hierzu aus eigener Erfahrung anführen, dass bei einem von mir im Freien gesammelten *Bombinator igneus* vom Ellenbogen ein über 2 Linien langer, dünner Fortsatz abstand, gebildet aus einem Knorpelstreifen, der bei näherer Untersuchung aus drei den Phalangen ähnlichen Stücken zusammengesetzt war. Ferner besass ich auch eine *Salamandra maculosa*, deren linker Vorderfuss durch Zertheilungen von zwei Zehen sechszehig geworden war. (Die in Tübingen dazumal angefertigten Zeichnungen, den Fuss von oben, vorn und hinten darstellend, liegen mir jetzt noch vor.) — Van Deen [2] beschreibt ebenfalls eine *Rana esculenta* mit einer »überzähligen Zehe am Vorderfuss«.

Gervais [3] beobachtete einen *Pelobates cultripes*, dessen linkes Vorderbein doppelt vorhanden war. Diesen Fall wäre ich geneigt wiederum dem van Deen'schen sechsfüssigen Frosch anzureihen, indem ich mir denke, dass hierbei mehr eine Störung und Ablenkung in der Embryonalentwickelung im Spiele gewesen sein möge.

Dass mancherlei accessorische Bildungen an den Gliedmassen der

---

[1] Observationes quaedam de Salamandris et Tritonibus. Diss. inaug. Berolini. 1828.

[2] a. a. O.

[3] Revue et magazin de Zoologie XVI.

Batrachier vorhanden sind, bezeugen ferner die Mittheilungen Gegenbaur's über Knöchelchen am Fusse von *Pipa*. Diesen Skelettheilen kann wohl nur der Werth von Sesambeinen beigelegt werden. Auch der von Mayer [1]) beschriebene lange Knochen, welcher von dornförmiger Gestalt, fast als fingerförmiger Fortsatz am Zeigefinger der südamerikanischen *Rana pachypus* sitzt, ist wohl aus der Reihe typischer Skelettheile auszuschliessen. Wenn wir über die Classen der Amphibien und Reptilien hinausblicken, so dürfen wir uns auch den bekannten sichelförmigen Knochen an der Hand des Maulwurfes in's Gedächtniss zurückrufen, vielleicht auch den Sporn am Lauf der hühnerartigen Vögel.

Und so wird das Endergebniss unserer Beobachtungen und des Hin- und Wiederdenkens lauten können: Die sechste Zehe der Batrachier gehört wohl nicht zu den typischen Theilen des Knochengerüstes. Wie aber, wenn Diejenigen Recht haben sollten, welche meinen, die Gliedmassen überhaupt seien nicht wesentliche Bestandtheile des Skelets der Wirbelthiere?

Nachschrift.

Im Begriffe Voranstehendes zu veröffentlichen, erhalte ich Kenntniss von zwei eben erschienenen Arbeiten, welche auf unseren Gegenstand näheren und entfernteren Bezug haben.

Die erste Schrift, aus dem anatomischen Institut zu Breslau hervorgegangen, ist von Dr. G. Born und führt den Titel: Die sechste Zehe der Anuren [2]). Sie gibt eine gründlichere Darlegung der in Betracht kommenden Skeletstücke, als wir sie bis jetzt gehabt haben; in der Deutung stellt sich der Verfasser auf die Seite Derer, welche eine sechste Zehe in dem Vorsprung des Tarsus erblicken.

Die andere Abhandlung: Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii von Dr. R. Wiedersheim [3]) enthält eine eingehende

---

[1]) Analekten zur vergleichenden Anatomie. Bonn, 1835, Taf. VI, Fig. 1, Fig. 2.

[2]) Morphol. Jahrbuch, 1875. Bd. I pag. 435.

[3]) Annali di Museo civico di Genova vol. VII. 1875.

Beschreibung der spornartigen Hervorragung des Unterschenkels, welche »als rudimentärer sechster Finger imponirt«. Derselbe habe aber nichts mit der Anlage des Fusses gemein, sondern sei »die ganz excessive Entwickelung des Processus styloideus fibulae« nicht der tibia, wie GENÉ gesagt hatte. Der Theil diene wahrscheinlich beim Copulationsacte.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. Zehenspitze von *Bufo variabilis*, Pall. Die Epidermis ist abgehoben:
- *a*. grubige Spitze der letzten Phalanx;
- *b*. strahlige Züge festen Bindegewebes;
- *c*. Lederhaut mit den hohen Leisten und dem feinzackigen Rande;
- *d*. Drüsen, welche sich der Schlauchform nähern.

Fig. 2. Stück abgehobener Epidermis der Zehenspitze von *Bufo variabilis* Pall. (Fig. 1), von unten dargestellt. Man sieht den Abdruck der Reliefbildung der Lederhaut (Rete Malpighii).

Fig. 3. Schnitt durch eine sechste Zehe von *Bufo vulgaris* Laur.
- *a*. Epidermis mit glatter Oberfläche, und geschieden in Horn- und Schleimschicht;
- *b*. die scheinbaren Papillen (Blätter) der Lederhaut;
- *c*. Drüsen;
- *d*. Blutcapillaren;
- *e*. derbstreifiges Bindegewebe, welches Knorpelzellen in sich schliesst;
- *f*. Skelettheil.

Fig. 4. Papillen der Lederhaut des Fersenhöckers von *Bombinator igneus* Rös.

Fig. 5. Zellen der Epidermis vom Rücken eines einjährigen *Bufo vulgaris* Laur.
- *a*. Gefurchte Höcker, in welche sich die Zellen erheben.

Fig. 6. Zellen der Epidermis der Fusssohle von einem einjährigen *Bufo vulgaris* Laur.
a. Leisten, in welche sich die Cuticula rings um die Zellen erhebt;
b. Höcker, welcher aus der Mitte der Zellen aufsteigt.

Fig. 7. Zwei Epidermiszellen von *Triton cristatus* Laur.
a. Die Cuticularschichten.

Fig. 8. Epidermis der Zehenspitzen von *Bufo calamita* Laur.
a. Sculpturen der obersten Zellen von der Seite;
b. dieselben von der Fläche.

Fig. 9. Epidermis der Zehenspitzen von *Bombinator igneus* Rös.
a. dicke Cuticularschicht;
b. körnige Sculptur der Cuticula.

Fig. 10. Epidermis einer Zehenspitze von *Geotriton fuscus* Bonap.
a. Zelle mit Sculptur,
b. Oeffnung zwischen den andern zusammenstossenden Zellen.

Tafel IX.

Fig. 11. Schnitt durch die sechste Zehe von *Pelobates fuscus* Rös.
a. Hornschicht.
b. Schleimschicht, beide haben sich etwas von einander abgehoben, sowie letztere auch von der
c. Lederhaut;
d. Kamm des Skelettheiles;
e. derbes Bindegewebe zwischen letzterem und der Lederhaut;
f. Drüsen und wie weit ihre Vertheilung geht;
g. an den Knochen sich setzende Sehne.

Fig. 12. Ein Theil des Schnittes von vorhin (Fig. 4) von oben herein bis zum »Knochen«
a. glatte Epidermis;
b. Leisten, in die Schleimhaut aufsteigend;
c. aus dem Knorpel hervorgehendes Bindegewebe;
d. eingesprengte Knorpelzellen;
e. reiner Knorpel und verkalkte Partie.

Fig. 13. Schnitt durch einen Zehenhöcker der Fusssohle von *Rana agilis* Thom.
a. Aeusserste Zellen der Epidermis mit dicker Cuticula;
b. die tieferen Zellen mit zackig ineinandergreifendem Rande;
c. Leisten oder anscheinende Papillen, welche sich in die Schleimschicht erheben;
d. Drüsen in der Lederhaut, retortenförmig ausgezogen.

Fig. 14. Schnitt durch die gewöhnliche Haut der Fussfläche, um das Eigenartige im Bau der Höcker (vorige Fig. 13) hervortreten zu lassen.

Fig. 15. Von der Daumenschwiele des *Bufo vulgaris* Laur.;
a. Zwei Papillen mit dem Epidermisüberzug und der Höckerbildung der Zelle;
b. eine Papille, entblösst von der Epidermis, zeigt im Innern ein Tastkörperchen.

Fig. 16. Von der Daumenschwiele des *Bufo calamita* Laur.
a. Papille mit ihrer Epidermis;
b. vereinzelte Zelle und ihre Höcker.

Tafel X.

Fig. 17. Epidermis der Zehenballen von *Triton alpestris* Laur.
a. Sculptur der Zellen.
Fig. 18. Epidermis der Zehenballen von *Triton helveticus* Raz.
a. Sculptur der Zellen.
Fig. 19. Epidermis der Zehenballen von *Triton taeniatus* Schneid.
a. Sculptur der Zellen.
Fig. 20. Epidermis der Zehenballen von *Triton cristatus* Laur. Zellen glatt und ohne Sculptur.
Fig. 21. Von der Daumenschwiele der *Rana esculenta* L. Man blickt auf die Gipfel von sechs Papillen und deren sculpturirte äussere Zellen.
Fig. 22. Zwei Papillen der Daumenschwiele von *Rana esculenta* L., Seitenansicht.
a. Die äusseren Zellen für sich, um deren Höckerbildung bei stärkerer Vergrösserung zu zeigen.
Fig. 23. Papille der Daumenschwiele von *Rana platyrrhinus* Steenstr., Seitenansicht.
a. Zwei Zellen für sich bei starker Vergrösserung, um deren höckerige Oberfläche hervortreten zu lassen.
Fig. 23[1]. Form der Höcker der Daumenschwiele bei *Bombinator igneus*.
Fig. 24. Stückchen Epidermis, äussere Fläche, von *Bombinator igneus* Rös.;
a. Kammartige Erhebungen auf den einzelnen Zellen;
b. eine dieser Zellen gesondert und im optischen Querschnitt.
Fig. 25. Senkrechter Schnitt durch einen Theil der Daumendrüse (Daumenschwiele) von *Bufo variabilis* Pall.
a. Papillen mit ihrer Epidermis;
b. Drüsenschläuche;
c. Lederhaut;
d. einige Epithelzellen für sich bei stärkerer Vergrösserung, um die Sonderung der Zellsubstanz zu veranschaulichen.

Tafel XI.

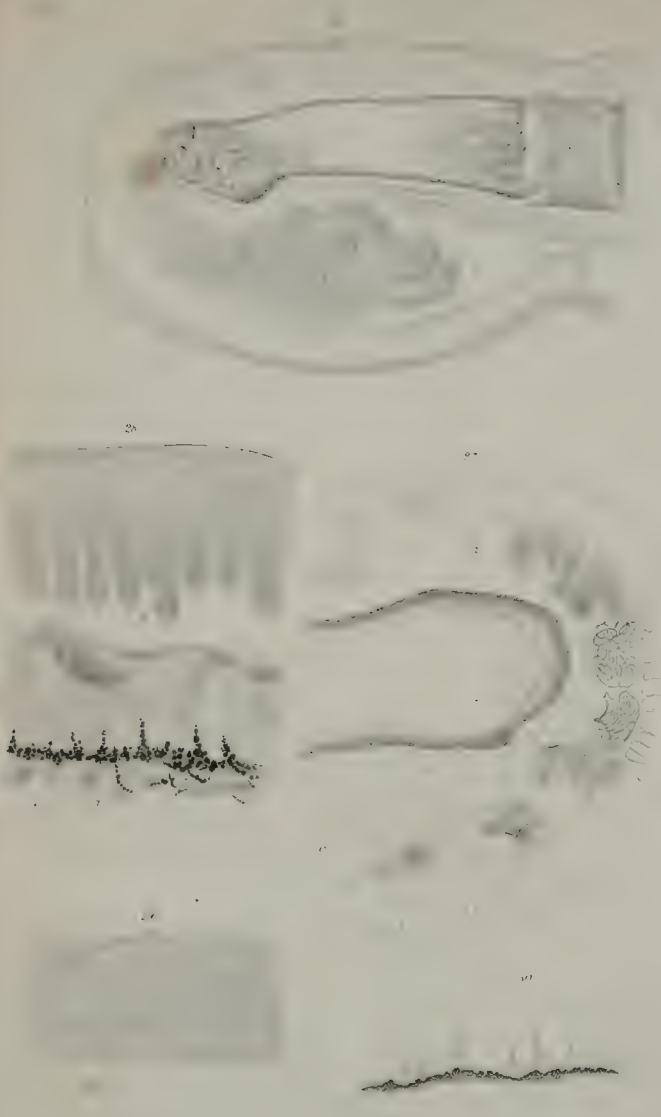
Fig. 26. Längsschnitt des Endgliedes einer Zehe von *Salamandra atra* Laur.
a. letzte Phalanx;
b. Zwischengelenkknorpel;
c. schlauchförmige Drüsen in Ballen;
d. gewöhnliche Drüsensäckchen der Haut;
e. Sehne mit Knorpelzellen.
Fig. 27. Längsschnitt des Endgliedes einer Zehe von *Salamandra maculosa* Laur.
a. letzte Phalanx;
b. Blutcapillaren;
c. gallertiges Bindegewebe (Schlauchdrüsen fehlen).

Fig 28. Schnitt durch die Haut eines Fussballens der *Salamandra maculosa* Laur.

a. Lederhaut;
b. Leisten der Lederhaut unter sich zusammenfliessend;
c. Pigment, nur streckenweise in die Leisten eindringend;
d. Blutcapillaren, ganz zurückbleibend;
e Epidermis, in die Höhe gezogen, wodurch sich die drüsenartigen Partien zeigen, entstanden durch Ausfüllen der Gruben zwischen den Leisten mit Epidermiszellen (Rete Malpighii).

Fig. 29. Stück der Epidermis der Fingerspitze von *Salamandra maculosa* Laur. Stellt die untere Seite dar und veranschaulicht das anscheinend drüsige Wesen (Rete Malpighii).

Fig. 30. Papillen der Lederhaut von der Bauchseite des Schenkels des *Bombinator igneus* Rös.



Ueber den Klappenapparat im Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden.

Von

Dr. med. Phil. Stöhr,

Assistent am anatomischen Institut zu Breslau.

Mit Tafel XII u. XIII.

Unter dem Conus arteriosus der Selachier, Chimären und Ganoiden versteht man den in den Arterienstiel übergehenden Herz-Kammerabschnitt, der bei den genannten Fischen beträchtlich verlängert ist und eine Differenzirung der Kammer darstellt. Er besitzt einen aus quergestreiften Muskelfasern bestehenden äusserlichen Beleg und ist in seinem Innern mit mehreren Reihen verschieden geformter, klappenartiger Gebilde versehen. Bei den Teleostiern ist dieser Kammerabschnitt in der Regel so kurz, dass man ihn gar nicht als getrenntes Gebilde beschrieben, sondern einfach zur Kammer selbst gerechnet hat. Der mehrfache Klappenbesatz geht den Teleostiern ab, nur eine einzige, gewöhnlich aus zwei Taschenklappen bestehende Querreihe ist an der Grenze gegen den Arterienstiel angebracht. Dagegen ist der Arterienstiel bei den Teleostiern in seinem Anfangstheil verdickt und stellt hier eine bulbusartige Erweiterung dar, ein Zustand, welcher den Selachiern und Ganoiden nur selten zukommt. Diesen erweiterten, in seinen Wänden verdickten Anfangstheil des Arterienstiels der Teleostier bezeichnet man als Bulbus arteriosus.

Früher hielt man den Conus der Knorpelfische und den Bulbus der Knochenfische für identische Theile, noch Meckel[1], ist gegen

[1]) Meckel, System der vergl. Anatomie. Halle 1831. 5. Th. pag. 138.

Tiedemann [1]), welcher auf die verschiedene Structur der beiden Gebilde aufmerksam gemacht hatte, zu Gunsten der alten Ansicht Cuvier's, dass beide Gebilde eins seien, mit fünf Puncten zu Felde gezogen. Doch sollte sich jene Ansicht nicht mehr lange halten. Nachdem Joh. Müller [2]) die functionelle Verschiedenheit der beiden Gebilde nachgewiesen hatte, ging Gegenbaur [3]) noch einen Schritt weiter, zeigte, dass die Klappen der vordersten Querreihe in Form und Verrichtung von denen der folgenden Querreihen verschieden seien und verglich schliesslich die Klappen der vordersten Querreihe der Selachier, Chimären und Ganoiden mit der einzigen Klappreihe am Ostium arteriosum der Herzkammer der Teleostier. Damit war die Trennung zwischen dem muskulösen Rohr der Selachier und Ganoiden und dem erweiterten Arterienstiel der Teleostier vollendet. Die verschiedenen Gebilde führten von nun an verschiedene Namen. Jenes wurde Conus, dieses Bulbus genannt.

Die Abhandlung Gegenbaur's hatte mir den ersten Anstoss zu vorliegender Untersuchung gegeben. Zum ersten Male war die Verschiedenheit der Querreihen, der Klappen, betont worden. In den zahlreichen über einzelne Selachier und Ganoiden vorliegenden Untersuchungen [4]) findet man über Formverhältnisse meist nur ganz

---

[1]) Tiedemann, Fischherz. Landshut 1809. pag. 22.

[2]) Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abhandlungen d. Berliner Academie der Wissenschaften für 1844. Berlin 1846.

[3]) Zur vergleichenden Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschrift. 2. Band 1866.

[4]) Ausser den schon genannten Werken finden sich theilweise mit Abbildungen versehene Beschreibungen des Klappenapparates bei:

Perrault, Essais de physique. Paris 1680 tom III. pag. 255.

Koelreuter, Observat. splanchnol. ad Accip. Ruthen. Anatom. spect. Nov. Comment. Ac. Sc. Petrop. t. 16 pag. 250 tab. 14.

Home, Anatom. Account of the Squalus maximus. Philos. Transactions 1808. pag. 209.

Blainville, Memoire sur le squale pélerin. Annal. du Muséum. T. 18 1811. pag. 117.

Home, Philosoph. Transactions 1813 tab. 18.

Carus, C. G., Zootomie. Leipzig. Taf. X. Fig. IV.

v. Baer, Königsberger Bericht. 1819.

Vogt, C., Observations sur les caractères, qui servent à la classificat. des Poissons Ganoïdes. Annal. d. scienc. natur. Paris t. IV. 1845 pag. 60. pl. 9 Fig. 2.

Franque, Anatomie d. Amia calva Berlin 1847. pag. 7.

Pavesi, Contribuzione alla storia naturale del Genere Selache. Genova 1874.

kurze Notizen, über die Zahl der Querreihen, über Lage und Anordnung der Klappen aber trifft man bei den verschiedenen Autoren auf die verschiedensten oft sich geradezu widersprechenden Angaben. Eine nochmalige von einem neuen Standpuncte aus unternommene Untersuchung dieses in systematischer Beziehung wichtigen Objectes schien deshalb nicht unlohnend zu sein.

Herr Prof. HASSE, dem ich hiermit bestens danke, hat mir mit der grössten Freigebigkeit das nöthige Material zur Verfügung gestellt, das theils den Vorräthen der hiesigen Sammlung, theils einer ganz frischen aus Triest erhaltenen Sendung entnommen war.

So bekannt das Vorhandensein mehrerer Klappenreihen im Conus arteriosus der Selachier, Chimären und Ganoiden war, so wenig wurde Rücksicht genommen auf die genaueren Formverhältnisse der einzelnen Klappen. Dieselben wurden einfach als »halbmondförmig« bezeichnet, obwohl nur den wenigsten Klappen diese Bezeichnung mit Recht zukommt. Folgen wir der Beschreibung GEGENBAUR's, der zuerst eine genaue Schilderung des Klappenapparates im Conus einiger Selachier gegeben und die verschieden geformten Klappen mit verschiedenen Namen belegt hat[1]. »Die vorderste Querreihe, welche am Ende des Bulbus (i. e. Conus) angebracht ist, zeigt die grössten Klappen, halbmondförmige Taschenventile, welche dicht aneinander sitzen. An der Mitte des freien Randes jeder Klappe ist eine kleine Verdickung bemerkbar, von wo aus eine sich verbreiternde Verdickung in der Substanz der Klappe bis gegen deren Ursprung hinzieht. Die Seitentheile werden so aus einer dünneren

---

ferner bei:

CUVIER, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Uebersetzt von MECKEL. Leipzig 1810 4. B. pag. 72.

STANNIUS, Lehrbuch d. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. II. Th. Berlin 1846 pag. 100.

MILNE EDWARDS, Leçons sur la Physiol. et l'anatomie comp. t. III. Paris 1858.

OWEN, Anatomy of vertebrates 1866 1. B. pag. 474.

HUXLEY, Handb. d. Anat. d. Wirbelth. übersetzt v. RATZEL. Breslau 1873. pag. 114. F. 36.

GEGENBAUR, Grundriss d vergl. Anatomie 1874.

[1]) Jen. Zeitschrift. 2. B. 1866. pag. 366.

Membran gebildet, als der mittlere Theil«. Diese für Acanthias gegebene Form ist typisch für die Klappen der ersten Reihe [1], welche in den meisten Fällen sogar nur aus solchen Taschenklappen besteht. Die eben angeführte Verdickung hat demnach die Form eines mit der Spitze peripheriewärts gewendeten Dreiecks, welches bald den grössten, bald nur einen kleineren Theil der Taschenklappe bildet; das vordere Ende ist bald zugespitzt, bald abgerundet und ragt bisweilen zipfelförmig über die beiden seitlichen Theile nach vorn; fast immer zieht in der Richtung von vorn nach hinten ein First, welcher die Verdickung in zwei nach den beiden Seiten mehr oder weniger stark abfallende Hälften theilt.

Tiedemann [2] deutete den verdickten Mitteltheil, wahrscheinlich durch die an frischen Exemplaren oft vorhandene stark röthliche Färbung desselben getäuscht, als einen Muskel, dem er actives Eingreifen zuschrieb [3]. Die mikroskopische Untersuchung lehrt jedoch, dass die Klappen nur aus Bindegewebe und elastischen Fasern bestehen.

Leydig [4] war zu den gleichen Befunden gekommen bei der Untersuchung der Klappen von Polypterus bichir, ebenso Franque bei Amia calva [5].

Zwischen den Taschenklappen der ersten Querreihe und den in den folgenden Querreihen vorkommenden Taschenklappen herrscht fast stets eine mehr oder minder grosse Verschiedenheit; sie ist bei den Haien und Ganoiden am auffallendsten und mag hierin für diese Folgendes gelten:

Hauptmerkmal für die Klappen der ersten Reihe ist der stets freie vordere Rand, nie gehen Sehnenfäden von diesem zur Gefässwand [6], was bei denen der Hinterreihen fast regelmässig der Fall ist.

---

[1] Nach dem Vorgange Gegenbaur's zähle ich Querreihen und zwar von der Peripherie beginnend gegen das Herz, bezeichne also mit »erster oder vorderster Querreihe« die am Ende des Conus und Anfang des Arterienstiels liegende Klappreihe. Alle Querreihen von der zweiten bis letzten, werden im Gegensatz zur ersten, »hintere Querreihen« benannt.

[2] l. c. pag. 20.

[3] Auch Perrault (l. c.) spricht von activem Eingreifen d. Klappen.

[4] Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie B. V. 1854. pag. 69. Eine weitere Notiz ist auch in dessen Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857 pag. 411 enthalten.

[5] l. c. pag. 8.

[6] Blainville erwähnt ganz richtig diese Verhältnisse: »le dernier rang se trouvait au bord anterieur du bulbe: les valvules, qui les composaient, étaient plus grand, plus larges, contiguës et avaient leur bord anterieur tout à fait libre sans aucune bride ligamenteuse«.

Auch sind die Klappen der vorderen Reihe ausnahmslos die grössten, — der Unterschied ist sogar meistens ein sehr bedeutender — sowohl an Länge wie an Breite, welch' letztere eine mehr oder weniger ausgedehnte Berührung der seitlichen Nachbarklappen zur Folge hat.

Bei den Rochen dagegen, speciell bei der Gattung Raja ist die Verschiedenheit der Taschenklappen eine äusserst geringe, wir finden auch in den hinteren Querreihen Taschenklappen, die keine Sehnenfäden zur Conuswand schicken, Taschenklappen, die nur sehr wenig kleiner sind, als die der vordersten Reihe, so dass zuweilen selbst seitliche Berührung stattfindet. Eine Vergleichung einer Taschenklappe hinterer Reihe von Raja mit einer solchen von irgend einem Squalus zeigt erst deutlich, wie sehr die der letzteren schon zurückgebildet sind. Auch ist das Vorkommen von Taschenklappen in den hinteren Reihen bei den Rochen viel häufiger, bei der Gattung Raja ist sogar die Zahl der Taschenklappen die bei weitem überwiegende. — Die zweite Form von Klappen sind »unansehnliche Querleisten, von denen einige Längsfasern nach aufwärts zur Bulbuswand treten, einige andere nach abwärts. Zuweilen springt eine der Leisten weiter vor, als die andere und ist von oben her etwas vertieft und damit etwas mehr taschenförmig als die andern. In andern Fällen sind es leistenartige an der Basis zuweilen sogar sehr verdickte Vorsprünge«.

Mit einer ganz neuen, dritten Form macht uns Gegenbaur bekannt bei der Schilderung des Klappenapparates von Hexanchus. Es sind dies »mit breiter Basis an der Bulbuswand sitzende, mit abgerundetem Rande ins Lumen des Bulbus vorspringende Läppchen. Das abgerundete schmälere oder breitere Ende ist schräg nach aufwärts gerichtet. Die untere oder Innenfläche dieser Läppchen ist glatt ohne Sculptur, die obere gegen die Bulbuswand sehende Fläche wird an letztere mittels vieler feiner Fädchen befestigt«.

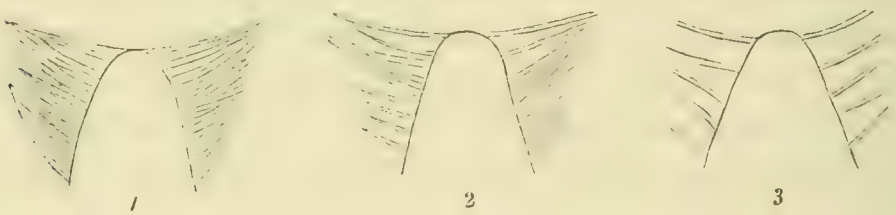
G. scheidet diese neue Form als »Zungenklappen« von den Taschenklappen und bemerkt ausdrücklich, dass diese nicht eine blosse Modification der Taschenklappen darstellen [1].

Dieser Beschreibung entsprechende Gebilde finden sich auch bei Galeus, Mustelus, Scyllium, Accipenser und vielen andern sehr häufig und sind dieselben meiner Ansicht nach in Rückbildung begriffene Taschenklappen.

[1] l. c. pag. 370 Anmerkung.

Die Taschenklappen bestehen wie oben erwähnt aus einem verdickten mittleren und zwei dünneren seitlichen Theilen. Die von der Mitte des vorderen freien Klappenrandes ausgehende Verdickung verbreitert sich nach hinten. Die Aehnlichkeit dieser Verdickung allein mit einer Zungenklappe [1]) springt sofort in die Augen. Die dünnen Seitentheile der Taschenklappe werden bei der Zungenklappe durch mehr oder weniger zahlreiche, nach den Seiten abgehende Sehnenfäden vertreten. Betrachtet man den dünnen Seitentheil einer Taschenklappe bei etwa sechsfacher Vergrösserung, so kann man deutlich wahrnehmen, dass diese theils aus parallel laufenden, theils unter spitzem Winkel sich kreuzenden Sehnenfäden bestehen, die durch dünneres Gewebe unter einander zu einer Membran verbunden sind; häufig zeigen diese dünnen Seitentheile kleine Lücken. Man denke sich nur die Seitentheile allmälig durchfenstert, die Sehnenfäden bis auf einzelne Reste geschwunden und man hat das Bild einer Zungenklappe mit seitlich abziehenden Sehnenfäden.

Figur 1.



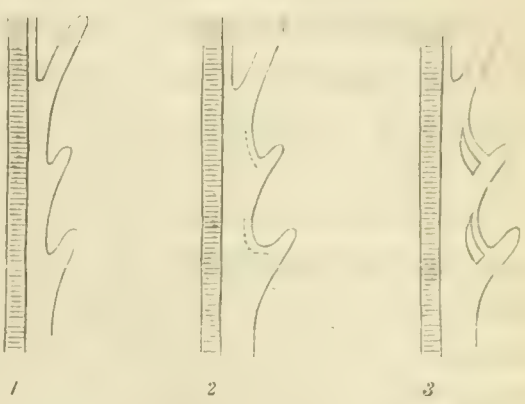
Bei dieser Gelegenheit sei hier die Erklärung des oder der Sehnenfäden, welche von der Spitze der Zungenklappe oder vom obern Rande der Querleisten nach oben ziehen, beigefügt. Vor Allem muss erwähnt werden, dass diese oft stärkeren Sehnenfäden nicht direct von der Spitze, — dieses Verhalten findet sich nur bei sehr zurückgebildeten Klappen — sondern von der der Conuswand zugekehrten Fläche der Klappe nahe der Spitze ausgehen.

Bei der Beschreibung des Conus von Acanthias sagt Gegenbaur, nachdem er die mittlere Verdickung der Taschenklappen erwähnt hat weiter, dass von den vordern Klappen aus nach hinten drei Längswülste ziehen, »dicht an den vordern Klappen sind diese Wülste am stärksten, so dass sie sich unmittelbar in die Klappen selbst fortzusetzen scheinen und sich als von den Klappen ausgehende

[1]) Reine Zungenklappen bestehen nie aus verschiedenen Theilen, sondern zeigen sich stets nur aus derberem, dickerem Gewebe zusammengesetzt.

Verdickungen der Innenwand des Bulbus arteriosus darstellen. Diese Wülste enden nicht an der zweiten Querreihe, sondern ziehen meist deutlich zu sehen bis zum hintern Ende des Conus; die Klappen der hinteren Reihen sitzen diesen Wülsten auf. Besonders schön zeigt sich dieser Zustand bei Rochen (siehe unten Rhinobatus). Hier sitzt der Mitteltheil der (hinteren) Klappen dem Wulste nicht nur auf, sondern ist auch theilweise mit demselben verwachsen, so dass diese Klappen in der Mitte weniger tief sind als seitlich. Wie nun der mittlere Sehnenfaden entsteht, lehrt am deutlichsten beigegebenes Schema, welches einen Sagittalschnitt mitten durch die Klappen und durch die Conuswand vorstellt.

Figur 2.



Durch den beständigen Zug nach abwärts wird die mit dem mittleren Klappentheil verwachsene Partie des Längswulstes immer mehr zu einer Kante ausgezogen, die schliesslich an einer Stelle gänzlich von dem Längswulste sich löst; mit allmäliger Rückbildung der Klappe nähert sich dieser jetzt zum starken Sehnenfaden gewordene Theil des Längswulstes der Spitze der Klappe [1]). Der Sehnenfaden kann schliesslich durch Längsspaltung in mehrere dünnere Fäden zerfallen.

Die Zungenklappen sind demnach zurückgebildete Taschenklappen, die seitlichen Sehnenfäden der Zungenklappen sind die Reste der dünnen Seitentheile der Taschenklappen; der mittlere an die Innenfläche der Spitze sich ansetzende Sehnenfaden ist ein von der Conuswand gelöster Theil des Längswulstes.

[1]) Die von der wandwärts schauenden Fläche der Taschenklappen zuweilen zur Gefässwand ziehenden kurzen Sehnenfäden lassen sich auf ähnliche Weise erklären. Meckel (l. c. pag. 173) spricht von Sehnenfäden die »von der vorderen Reihe« abgehen. Der vordere Rand ist auch hier völlig frei von Sehnenfäden, nur tief im Grunde der Klappe sieht man vereinzelte dünne Fäden zur Conuswand ziehen. Die von den Klappen »nach abwärts« tretenden Sehnenfäden gehören wohl der nächstunteren Klappe an.

Wir haben bis jetzt folgende Formen von Klappen kennen gelernt:

1. Halbmondförmige Taschenventile (Taschenklappen),
2. Zungenklappen,
3. Querleisten, die bald von oben her vertieft sind oder an der Basis verdickte Vorsprünge darstellen und dadurch stellen sie die Uebergänge zu kurzen Zungenklappen dar — bald unansehnlicher sind; sind diese Leisten in der Quere sehr kurz, so können sie die Gestalt von
4. Knötchen darbieten.

Die unter 2, 3 und 4 angeführten Gebilde sind Rückbildungsstufen von Taschenklappen. Zahlreiche Uebergangsstufen von der einen Form zur andern liegen vor.

Es soll jedoch nicht damit gesagt sein, dass eine sich zurückbildende Taschenklappe alle diese Stufen stets der Reihe nach zu durchlaufen habe; es finden sich manchmal sehr kleine Taschenklappen, die durch mehr gleichmässige Reduction ihrer einzelnen Theile eine der früheren Form ähnliche bewahrt haben. Es gibt auch noch Rudimente, welche die Form der Länge nach gefalteter Taschenklappen haben, wir werden diesen nochmals bei der Beschreibung der sogenannten Zwischenklappen begegnen.

Was die Grössenverhältnisse betrifft, so stellen sich die Befunde folgendermassen:

Die Klappen der vordersten Querreihe sind stets die grössten [1]). Am auffälligsten ist diese Differenz zwischen den Klappen der vorderen Reihe und denen der hinteren Reihen bei den Haien und den Ganoiden, am geringsten bei den Rochen. Der grösste Unterschied herrscht bei Amia calva, hier verhält sich eine Taschenklappe der ersten Reihe zu einer der grössten der Hinterreihen an Länge etwa wie 4 : 1, an Breite wie 5 : 3. Die Klappen der Hinterreihen nehmen von vorn, d. h. von der zweiten Querreihe, nach hinten an Grösse zu, so dass die kleinsten Klappen in der zweiten, die grössten in der letzten Querreihe stehen.

Mit Ausnahme der Störe, deren vorderste Klappen gar nicht in den Arterienstiel übergreifen und der Amia, deren vorderste Klappen fast völlig jenseits des Conus liegen, sind die Klappen

[1]) Tiedemann l. c. will bei Accipenser sturio gerade das Umgekehrte gefunden haben. Näheres bei Accipenser sturio.

der vordersten Reihe meist so angeordnet, dass sie zur Hälfte im Conus stehen, zur Hälfte über die Grenze des Muskelbelegs hinaus in den Arterienstiel sich erstrecken. Die hinterste Querreihe steht nicht direct an der Grenze zwischen Conus und Ventrikel, sondern immer bleibt noch ein mehr oder minder grosser freier Raum zwischen letzter Querreihe und hinterer Conusgrenze.

Die Klappen sind regelmässig der Länge wie der Quere nach in geraden Reihen angeordnet [1]). Um die Lagerungsverhältnisse verständlicher zu machen, sei die Lage und Anordnung der Klappen im Conus eines Selachiers beschrieben und dies als Typus für alle anderen aufgestellt. Betrachten wir den Apparat von Hexanchus: Drei grosse Klappen stehen am vordern Ende des Conus in einer Querreihe, hinter welcher noch vier weitere, aus je drei kleineren Klappen bestehende Querreihen liegen. In Summa also fünf Querreihen. Man könnte, da jede Klappe der hinteren Querreihen in gerader Linie hinter der entsprechenden Klappe der vordersten Querreihe steht, gerade so gut Längsreihen zählen [2]). Dann wären es drei Längsreihen, deren jede aus einer grossen und vier kleineren, zusammen aus fünf Klappen bestände. Wir werden indessen wie schon oben erwähnt gewöhnlich Querreihen zählen. Die Klappen der vordersten Querreihe berühren sich, da sie die grössten sind, seitlich [3]), manchmal mit dem grössten Theil Ganoiden), manchmal nur mit der vorderen Spitze (Selachier) der einander zugewandten seitlichen Ränder. Die Klappen der folgenden Querreihen berühren sich, da sie ja kleiner sind, seitlich nicht [4]), sondern »es lassen die Klappen einer Querreihe einen Zwischenraum zwischen sich, der bald so breit, wie die Klappe selbst, bald wenig schmäler ist« (Gegenbaur, Beschreib. von Acanthias). Jede Klappe der

[1]) Bei Squatina finden sich entsprechend der leichten Krümmung des Conus auch die Klappenlängsreihen derselben Krümmung folgend.

Eine scheinbare bei Chimaera und Accipenser stattfindende Ausnahme wird bei der speciellen Beschreibung des letzteren Berücksichtigung finden.

[2]) Joh. Müller zählt Längsreihen im Archiv für Anatomie u. Physiol. 1842. pag. 481 bei Scymnus etc., ferner in »Bau u. Grenzen d. Gan.« bei Polypterus und Lepidosteus.

[3]) Ein ähnliches Verhalten wie es Joh. Müller von Polypterus bichir (l. c. T. II Fig. 3) abbildet, habe ich nirgends finden können.

[4]) Meckel l. c. pag. 170 führt gerade umgekehrt an: »Die Klappen selbst stehen immer dicht neben einander und sehr gewöhnlich gilt dies auch für alle oder wenigstens für die meisten, namentlich die hinteren Reihen«. Das ist doch äusserst selten der Fall.

hinteren Querreihen wird von ihren seitlichen Nachbarn durch einen solchen Zwischenraum getrennt[1]), welche sehr häufig Sitze noch kleinerer Klappen sind, die Zwischenklappen[2]) heissen sollen. Dieselben stehen in den Querreihen in gleicher Höhe mit den anderen Klappen, welche, wenn sie im Gegensatz zu den Zwischenklappen angeführt werden, Reihenklappen genannt werden sollen. In den hinteren Querreihen kommen die Zwischenklappen sehr häufig vor, während sie in den Zwischenräumen der vordersten Querreihe seltener sind. Die Zwischenklappen füllen jedoch den Zwischenraum nicht vollkommen aus, es bleibt immer eine mehr oder minder grosse Strecke der Conuswand frei zwischen den Zwischenklappen und den Reihenklappen derselben Querreihe. Die Zwischenklappen berühren demnach ihre seitlichen Nachbarn nicht. Ausnahmen hiervon finden sich zuweilen in der hintersten Querreihe. Die Form der Zwischenklappen ist sehr verschieden, meist sind es länglich runde Knötchen. die mit Sehnenfäden nach oben und unten in Verbindung stehen oder kleine Zungenklappen, selbst Taschenklappen, manchmal sind es der Länge nach gefaltete Taschenklappen die sich als lange Wülste darstellen; diese letztere Form kommt vorzugsweise in den Zwischenräumen der vordersten Querreihe vor (siehe Raja oxyrrhynchus, Lepidosteus, Amia). Die Zwischenklappen sind meist bedeutend kleiner, als die derselben Querreihe angehörenden Reihenklappen, stehen jedoch zuweilen an Grösse den Reihenklappen nicht nach. Ebenso wie die Reihenklappen, nehmen auch die Zwischenklappen von vorn (von der zweiten Querreihe an) nach hinten an Grösse zu.

In manchen Fällen ist es gar nicht leicht, zu entscheiden, ob man eine Zwischenklappe vor sich hat oder ein vom Haupttheil der Reihenklappe getrenntes Stück; die Zwischenklappen überhaupt aber als solche abgerissene Stücke deuten zu wollen ist schon deswegen unstatthaft, weil man in fast fortlaufender Reihe die Entstehung von

---

[1]) Eine Trennung von seitlichen Nachbarklappen findet auch in der vordersten Querreihe statt, nur ist sie keine vollständige, so bei den Selachiern, bei denen sich die vordersten Klappen nur mit der vorderen Spitze ihrer seitlichen Ränder berühren. Hier hat der Zwischenraum die Form eines mit der Spitze peripheriewärts gerichteten Dreiecks. Wenn künftig von Zwischenräumen der ersten Querreihe die Rede ist, sind natürlich nur solche unvollkommene gemeint.

[2]) Gegenbaur l. c. hat solche Klappen bei Hexanchus gesehen; der Name stammt von Meckel, der sich desselben bei der Beschreibung des Herzens von Zygaena zum ersten Male bedient.

Zwischenklappen durch Rückbildung vollkommener Formen verfolgen kann. Ein sehr deutliches Bild liefert in dieser Beziehung Lepidosteus. Die Zwischenklappen sind rudimentäre Glieder ausfallender Längsreihen.

Gegenbaur[1]) hat zwei Fälle beschrieben, in denen die erste Querreihe von der zweiten durch einen relativ grossen Raum geschieden war, ein noch grösserer derartiger Raum findet sich bekanntlich bei Accipenser. Dieser freie Raum ist durch vollständige Rückbildung, durch Ausfallen von ganzen Querreihen — wie viel lässt sich nicht immer entscheiden — zu Stande gekommen. Es hat sich in der That in mehreren Fällen[2]), hauptsächlich bei jungen Exemplaren[3]), an dieser Stelle noch eine, freilich in den einzelnen Gliedern sehr rudimentäre Querreihe gefunden. Die oft von einander abweichenden Beobachtungen, welche verschiedene Autoren bei Untersuchung derselben Species gemacht, haben gewiss theilweise darin ihren Grund, dass Thiere verschiedenen Alters Objecte ihrer Untersuchung waren, theilweise aber wohl darin, dass sie nur wirkliche Taschenklappen oder deutlich wahrnehmbare Zungenklappen als Klappen überhaupt angeführt, dagegen die kleineren Formen meist unbeachtet gelassen haben.

Da der mit quergestreifter Muskulatur versehene Conus und die darin enthaltene Vielzahl der Klappenquerreihen fast ausschliesslich[4]) Eigenthum der Selachier, Chimären und Ganoiden sind, so ist es wohl keine Frage, dass dieses Verhältniss den phylogenetisch älteren Zustand darstellt. Man kann noch weiter gehen und sagen, dass je mehr Querreihen vorhanden seien, ein um so älterer,

---

[1]) l. c. pag. 367 und 369.

[2]) Genaueres findet sich in den speciellen Beschreibungen von Acanthias, Hexanchus, Accipenser sturio.

[3]) Aus diesem Grunde und weil jugendliche Exemplare vollkommnere Formen der einzelnen Klappen aufweisen, habe ich die Länge jedes Thieres angegeben. Die Länge des Conus dagegen, weil man nicht immer aus der Zahl der Klappenquerreihen auf die Länge des Conus schliessen kann.

[4]) Vereinzelte Fälle finden sich unter den Dipnoërn und bei den Perennibranchiaten und Derotremen. So besitzt Ceratodus Günther, mehrere Klappreihen im Innern des Conus, während bei Lepidosiren (Peters, Hyrtl, Owen) nur zwei Sförmig gekrümmte longitudinale Falten vorkommen sollen, welche auch den Fröschen eigen sind Claus. Von den Perennibranchiaten haben Siren Owen), Proteus Hyrtl) und Menobranchus, von den Derotremen Cryptobranchus (Hyrtl) und Menopoma (Stannius) mehrere Klappreihen. Ueber das Verhalten von Butirinus soll später die Rede sein siehe Amia.

der Stammform näherer Zustand vorliege. Einige Stütze mag hierin das Verhalten von Hexanchus bieten, der unter den Haien mit die grösste Querreihenzahl aufweist. Dass Lepidosteus noch viel mehr Querreihen besitzt, ist kein Gegenbeweis, man erwäge nur, dass die Ganoiden sich schon sehr früh von der beiden gemeinsamen Stammform abgezweigt haben. Es macht der Befund bei Lepidosteus nur wahrscheinlich, dass jene Stammform einen mit vielen, mindestens neun Querreihen ausgestatteten Conus arteriosus besessen.

Die Zahl der eine Querreihe zusammensetzenden vollkommenen Klappen ist für alle (bis jetzt darauf untersuchte) Selachier drei, doch zeigen Rudimente (Zwischenklappen), dass früher mehr Klappen sich an der Zusammensetzung einer Querreihe betheiligten, welche Annahme durch den Befund bei dem auch hierin den älteren Zustand präsentirenden Lepidosteus an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Für die Ganoiden lässt sich keine solche allgemein gültige Zahl aufstellen, Lepidosteus hat vier, Accipenser schwankt zwischen vier und drei und Amia hat zwei vollkommene Klappen[1]. Diese Verschiedenheit hat indessen bei der bekannten Divergenz der einzelnen Ganoidenabtheilungen gar nichts Auffallendes.

Es erübrigt noch Einiges zu bemerken über die gänzliche Reduction, über den Ausfall. In der vordersten Querreihe scheint der Vorgang so zu sein, dass die dem Untergang geweihte Klappe allmälig an Breite verliert, während ihre beiderseitigen Nachbarn sich in der Richtung gegen die sich rückbildende Klappe ausdehnen, so dass die Querreihe immer geschlossen bleibt; schliesslich berühren die beiden Nachbarklappen, da die früher sie scheidende Klappe bis auf eine schmale Längsfalte geschwunden ist, sich oben mit der Spitze ihrer seitlichen Ränder. Die Klappe resp. Längsfalte nimmt nun an Länge von vorn nach hinten ab bis zum völligen Verschwinden und hinterlässt nun entweder einen grösstentheils freien Raum oder die einander zugekehrten Ränder der beiden Nachbarklappen sind bis zu ausgedehnterer gegenseitiger Berührung aneinander gerückt. Sehr gut lässt sich dieser Process bei Lepidosteus verfolgen, der in seiner vordersten Querreihe die verschiedensten Rückbildungsstadien aufweist. Meist folgt dem Ausfall einer der vordersten Querreihe angehörigen Klappe die entsprechende Längs-

[1]) Polypterus bichir hätte nach Müller's Abbildung drei vollkommene Klappen (l. c. Tafel II, 3).

reihe, doch sind häufig, besonders am hintern Ende des Conus, noch lange einzelne Glieder dieser Längsreihe vorhanden, wenn auch die zugehörige Klappe der vordersten Querreihe schon spurlos verschwunden ist.

Wir haben bisher die Reduction von Längsreihen kennen gelernt, diese ist bei den Selachiern schon ziemlich, bis auf drei, vollendet (mit andern Worten der Unterschied zwischen Reihenklappen und Zwischenklappen ist hier ein bedeutender), während sie bei den Ganoiden sich noch mitten auf dem Wege befindet, denn die Zwischenklappen erscheinen bei den Ganoiden noch in viel grösserer Vollkommenheit. Es gibt auch einen Ausfall von Querreihen und dieses Schicksal scheint am häufigsten die hinter der ersten Querreihe liegende zweite Querreihe zu treffen. In den meisten Fällen sind die Klappen der zweiten Querreihe die kleinsten, was von sehr vielen Beobachtern wohl bemerkt worden war; diese Querreihe steht also dem Ausfall am nächsten.

Die Rückbildung der einzelnen Glieder der betreffenden Längs- oder Querreihen geht natürlich nicht gleichmässig vor sich, so besteht z. B. nicht selten eine Querreihe aus einer Zungenklappe und zwei verschieden grossen Querleisten. Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass die hier gegebene Schilderung vom Ausfall nicht als ausnahmslose Regel gelten soll, Abweichungen mannigfacher Art kommen vor. Das hier Angeführte beschreibt nur die Art des häufigsten Vorkommens.

Da fast bei allen Objecten der Untersuchung die Klappen der Hinterreihen sich als verschieden von denen der vordersten Querreihe herausstellten, da man aus den noch wenig mehr vorhandenen Fällen entnehmen kann, dass sämmtliche Klappen früher gleich vollkommen waren, so ist der Schluss gestattet, dass sämmtliche Klappenquerreihen mit Ausnahme der vordersten in Rückbildung begriffen sind.

Die Function der Klappen der vordersten Querreihe ist, wie Gegenbaur[1] auseinandergesetzt hat, verschieden von derjenigen der folgenden Klappenreihen. Jene treten nach der Systole des Conus, diese bei der Systole desselben in Action. Die Intensität der Wirkung der letzteren macht G. von der Vollständigkeit der Conuscontraction abhängig; sei diese keine so vollständige, dass die hin-

[1] l. c. pag. 370.

teren Klappen einen Verschluss bewirken könnten, dann komme ihnen eine ganz untergeordnete Bedeutung zu. Erkennt man den oben ausgesprochenen Satz an, dass die Klappen sämmtlicher hinterer Querreihen in Rückbildung begriffen sind, so wird man sich für den letzteren Fall, für ganz untergeordnete functionelle Bedeutung entscheiden müssen.

Huxley's[1]) Ansicht, dass die Klappen die von den Muskelwänden des Conus ausgeführte Stosskraft zu voller Geltung bringen und so von bedeutender Wirkung seien, hatte wohl die meisten Anhänger gefunden.

Eigenthümlich ist die Deutung Home's, der den Apparat nur in der Tiefe des Meeres spielen lässt[2]).

Als Vertreter der Gruppe der Haifische (Squalides) wurden Hexanchus, Acanthias, Carcharias und Sphyrna, von denen mir je ein Exemplar, dann Galeus, Mustelus, Scyllium und Squatina, von denen mir je zwei oder drei Exemplare zu Gebote standen, in die Untersuchung gezogen. Eine kurze Uebersicht der im Conus arteriosus enthaltenen Klappenzahl bei verschiedenen Gattungen hat schon Joh. Müller[3]) gegeben, doch beschränkt er sich bei einfacher Anführung der Gattungsnamen nur auf die Zahl der Querreihen, ohne die Zahl der jede Querreihe constituirenden Klappen genauer zu berücksichtigen. Die

[1]) l. c. pag. 114.

[2]) Philosoph. Transactions 1813 pag. 235. »These different structures, so very unlike one another, and bearing no resemblance to the mechanism of the same parts in quadrupeds make it probable, thas the circulation through the gills is impedad by the external pressure of the water in different degrees according to the depth of the fish from the surface: therefore in those fishes, which frequent great depths as the Squalus maximus and all the shark tribe, there is a muscular structure in the coats of the branchial artery, which when the fish is deep in the water by its contraction diminishes the area of the vessel and makes the valves perform their office, but when the fish is near the surface this muscular structure, by its relaxation renders the area of the vessel so wide, that regurgitation of the blood takes places into the ventricle and prevents the small vessels of the gills from being too much loaded.«

Gegen die Deutung spricht schon die Beobachtung Tiedemann's (l. c. pag. 29), der zuerst den Venensack, dann die Herzkammer und dann den Bulbus (i. e. Conus, sich contrahiren, also gerade das Umgekehrte sah, was nach Home's Theorie hätte eintreten müssen.

[3]) Archiv für Anatomie und Physiologie 1842. pag. 483.

Müller'sche Zusammenstellung enthält neben andern sämmtliche oben genannte Namen. Um bei der speciellen Beschreibung überflüssige Wiederholungen zu vermeiden, führe ich das Nothwendige aus der Müller'schen Tabelle hier an. »In ihm (dem muskulösen Bulbus) liegen bei den Plagiostomen, Sturionen, Chimären Querreihen von drei, seltener in den hinteren Querreihen) vier Klappen. Die Zahl der Querreihen ist zwei bis fünf je nach den Gattungen«. Hexanchus habe vier, Acanthias, Mustelus und Sphyrna drei, Carcharias, Galeus und Scyllium zwei und Squatina fünf Querreihen. Etwaige Abweichungen von diesen Angaben werden bei der speciellen Beschreibung verzeichnet werden. Eine ähnliche für die Haie vollständig mit der eben angeführten Tabelle übereinstimmende Uebersicht gibt Owen [1]. Einzelne von verschiedenen Autoren gemachte Beschreibungen werden im speciellen Theil ihre Berücksichtigung finden.

Hexanchus griseus Raf.

Der Conus hatte eine Länge von 5 Cm. Gegenbaur [2]) findet übereinstimmend mit Müller und Owen vier Querreihen. Er erwähnt in seiner Beschreibung eines grösseren zwischen der ersten und zweiten Querreihe gelegenen freien Raumes: »der zwischen der ersten und zweiten Klappreihe liegende Abstand ist grösser, als der von allen drei hinteren Klappreihen eingenommene Raum«. Dieser ist bei dem mir zu Gebote stehenden Herzen — es ist ein einzelnes mit dem Titel Squalus griseus versehenes Spirituspräparat aus der hiesigen Sammlung — nicht vorhanden, sondern wird durch eine Klappenreihe eingenommen, deren einzelne Glieder in Form und Grösse nur wenig von den Klappen der folgenden Querreihen verschieden sind. Diese (neue Reihe ist gleichweit von der vorhergehenden (ersten) und nachfolgenden (dritten) Querreihe entfernt, doch ist diese Entfernung immer noch etwas grösser, als die Entfernung der dritten von der vierten, oder vierten von der fünften Querreihe. Diese Reihe war vermuthlich bei dem G. vorgelegenen Exemplare vollständig zurückgebildet und dadurch eben jener oben beschriebene freie Raum zu Stande gekommen, denn ich zähle fünf Querreihen, also eine Reihe mehr. Die erste Querreihe setzt sich aus drei Taschenklappen zusammen: die Klappen der zweiten

[1]) l. c. pag. 474.
[2]) l. c. pag. 368.

bis fünften Querreihe incl. sind sämmtlich Zungenklappen. Die zweite Querreihe zählt drei grössere (Reihenklappen) und drei kleinere (Zwischenklappen), die dritte, vierte und fünfte Querreihe enthalten nur je zwei Zwischenklappen, je ein Zwischenraum ist leer, die Zwischenklappen sind hier völlig geschwunden. Jede der drei hinteren Querreihen enthält also fünf Klappen.

Acanthias vulgaris Risso.

Die Länge des sehr gut erhaltenen Thieres beträgt 79 Cm., die Länge des Conus 1,4 Cm.

Widersprechend den Befunden Müller's und Owen's findet Gegenbaur vier Querreihen. Die Beschreibung G's. der vordersten Querreihe stimmt vollkommen mit dem mir vorliegenden Präparate überein, drei Taschenklappen. Aehnlich wie bei Hexanchus sei die vordere Querreihe durch einen weiten Abstand, der doppelt so gross sei, als die von den drei hinteren Querreihen eingenommene Fläche, von den drei hinteren Querreihen geschieden. Es ist, sagt G., dieser Raum ausgezeichnet durch drei von den vorderen Klappen aus nach hinten ziehende Längswülste. Auch ich finde diesen Raum, er ist indessen nicht leer, sondern auf den Längswülsten sitzt je eine schwache Querleiste; es ist also eine vollkommene Querreihe vorhanden, die etwa gleichweit von der ersten wie von der dritten Querreihe entfernt ist. Von der dritten (G's. zweiten) Querreihe ist nur eine Querleiste entwickelt, wie auch G. in einem Falle beobachtet hat. Die Reihenklappen der vierten und fünften Querreihe sind theils Taschen- theils Zungenklappen mit verschiedenen Uebergängen. Ausserdem finde ich in der vierten Querreihe eine, in der fünften zwei Zwischenklappen. Die Taschenklappen der vordersten Reihe sind fast dreimal grösser, als die hinterer Querreihen.

Carcharias (Prionodon) **glaucus** Cuvier.

Das Innere des Conus, dessen Länge 1 Cm. beträgt, wird von zwei Querreihen eingenommen. Die erste Querreihe zählt drei grosse Taschenklappen, die zweite Querreihe ebenfalls drei Taschenklappen die indessen nicht halb so lang und auch schmäler sind, als die der ersten Reihe. Ausserdem stehen in der zweiten Querreihe drei Zwischenklappen, so dass in dieser sechs Klappen, eine kleinere mit einer grösseren alternirend zu stehen kommen.

Sphyrna Zygaena Raf.

Länge des Thieres 67 Cm., des Conus 0,8 Cm. Drei Querreihen bilden hier die innere Ausrüstung. Die erste Querreihe zeigt drei sehr wohl ausgebildete Taschenklappen, die drei Reihenklappen der zweiten Querreihe sind Leisten, die drei der dritten Reihe flache Zungenklappen. Zahlreiche Sehnenfäden entspringen von den Klappen der zwei hinteren Querreihen. In jeder der drei Querreihen stehen Zwischenklappen und zwar in jeder Querreihe drei, so dass wir, wenn wir Längsreihen zählten, sechs Reihen von Klappen, je eine aus grösseren mit je einer aus kleineren Klappen bestehenden Längsreihe alternirend hätten. Doch sind alle die Zwischenklappen etwas verschieden von anderswo vorkommenden Gebilden gleichen Namens. Jede derselben besteht bei genauerer Betrachtung aus zwei oder drei nahe aneinander stehenden jedoch sich nicht berührenden Knötchen, welche nach oben durch Sehnenfäden der Conuswand angeheftet sind. Es macht gerade den Eindruck als sei jedes dieser Knötchen eine Zwischenklappe für sich und enthielte demnach jeder zwischen zwei Reihenklappen derselben Querreihe befindliche Raum drei Zwischenklappen. Würde man dies annehmen, so könnte man sich das Zustandegekommensein so erklären, dass mehrere neben einander liegende Längsreihen sich zu gleicher Zeit zurückgebildet haben. Ein ähnlicher Fall von Vorkommen von mehr als einer Zwischenklappe in einem Zwischenraum findet sich bei Myliobatis (siehe das.).

Meckel[1] hat bei Zygaena in der vordern Querreihe drei weit grössere, in den beiden Hinterreihen fünf Klappen, von denen die zwei weit kleineren Zwischenklappen keine oder wenigstens viel schwächere Fädchen abschicken, gefunden.

Galeus canis Rondol.

Die Länge der beiden untersuchten Thiere betrug 28 Cm. in dem einen und 30 Cm. in dem anderen Falle, die Länge des Conus in beiden Fällen nahezu 0,4 Cm. Bezüglich der Zahl der Querreihen und der Klappen, sowie der Anordnung derselben herrscht grosse Aehnlichkeit mit Carcharias. Drei Taschenklappen in der ersten, sechs Klappen in der zweiten Querreihe. Die drei Reihen-

[1]) l. c. pag. 171.

klappen der zweiten Q.-R. sind Zungenklappen, die an Grösse den Taschenklappen ziemlich nahestehen.

Mustelus vulgaris M. u. H.

Länge des Thieres 38 Cm, die des Conus 0,4 Cm. M. besitzt drei Querreihen von denen die erste aus drei Taschenklappen, die zweite aus drei Querleisten, die dritte aus drei kurzen Zungenklappen besteht; je drei Zwischenklappen stehen in der zweiten und dritten Querreihe, so dass die Zahl der diese Reihen constituirenden Klappen auf je sechs erhöht wird. Ein zweites etwas grösseres Exemplar zeigte dieselben Verhältnisse.

Scyllium catulus[1] Cuvier.

Von den zwei Exemplaren besass das eine 57 Cm. Körperlänge das andere 38 Cm., die Conuslänge betrug 0,4 Cm. in ersterem fast 0,3 Cm. in letzterem Falle.

Ausser den bekannten Angaben liegt noch eine Beschreibung von Tiedemann[2] vor, welcher auch eine Abbildung beigefügt ist. Tiedemann zählt drei Querreihen mit je drei Klappen. Obwohl ich mehrere Exemplare untersuchte, fand ich doch nur übereinstimmend mit Müller und Owen zwei Klappreihen. Die erste Querreihe bestand aus drei Taschenklappen, die zweite aus sechs, drei grosse Zungenklappen und drei zwischen diesen stehenden Zwischenklappen.

Dagegen fand ich bei

Scyllium canicula Cuvier,

dessen Länge 47 Cm. betrug und dessen Conus 0,3 Cm. lang war, drei Querreihen, die zweite aus Querleisten bestehende Reihe sass dicht hinter den Taschenklappen der ersten Reihe. In der hintersten Querreihe fanden sich drei Zwischenklappen.

Meckel[3] fand bei Squalus catulus (Bloch od. Linné = Scyllium canicula Cuvier nach M. u. H.) nur zwei Querreihen.

---

[1] Scyllium catulus Cuv. ist nach Müller und Henle (Systemat. Beschreibung der Plagiostomen. Berlin 1838) = Squalus canicula Bloch, welche Benennung Tiedemann gebraucht.

[2] l. c. pag. 22. Tafel 2 Fig. 10.

[3] l. c. pag. 171.

Squatina vulgaris Risso.

Die Länge des Thieres betrug 85 Cm. die des Conus nahezu 3 Cm.

Die Zahl der Querreihen stellt sich auf sechs, während bei Müller[1] und Owen nur fünf Querreihen angegeben sind. Zwischen erster und zweiter Querreihe ist ein freier Raum, der etwa so gross ist, wie die von zwei hinteren Querreihen eingenommene Fläche. In dem Raume liegen die bekannten hier sehr breiten und deutlich vorspringenden Längswülste. Die erste Querreihe wird durch drei Taschenklappen gebildet, von denen die eine etwas kleiner ist; der von dieser Klappe nach hinten ziehende Längswulst ist bedeutend schmäler und verflacht sehr bald. Es ist dies in sofern bemerkenswerth, als die hinter dieser kleineren Taschenklappe stehende Längsreihe stark reducirt ist. In den Zwischenräumen der ersten Querreihe liegen drei flache Längsleisten, die sich bei dem fast ganz frischen Exemplare auch durch ihre Färbung von der Conuswand abheben (die eine derselben ist etwas stärker, hinter ihr liegen die sogleich zu erwähnenden Zwischenklappen); es sind dies ohne Zweifel fast völlig reducirte Zwischenklappen. Während sonst in den Hinterreihen fast gar keine Zwischenklappen vorhanden sind, hat sich gewissermassen compensirend für die oben erwähnte stark reducirte Längsreihe eine aus drei noch verhältnissmässig gut erhaltenen Zwischenklappen bestehende Längsreihe erhalten, deren einzelne Glieder der vierten fünften und sechsten Querreihe angehören. Das Weitere erhellt aus der beigefügten Abbildung. Bei einem kleineren Exemplar, dessen Länge 31 Cm. betrug und dessen Conus 1,0 Cm. lang war, fanden sich ganz entsprechende Verhältnisse. Auch hier war eine Längsreihe stärker reducirt, wenngleich nicht in so hohem Grade. Nur eine der flachen Längsleisten erscheint deutlich, aber gerade diejenige, hinter welcher die auch hier wieder erhaltene Zwischenklappen-Längsreihe steht.

Aus der Gruppe der Rochen wurden untersucht: Pristis, Rhinobatus Raja (von dieser Gattung fünf Species), Myliobatis und mehrere Exemplare von Torpedo.

---

[1]) Müller (Archiv 1842) erwähnt, dass Meckel der Squatina nur 2 Querreihen zuschreibe, ich finde jedoch nur eine Notiz Meckel's (l. c. pag. 168) über die Klappen von Squatina am Ostium venos. der Herzkammer.

Einzelne diesbezügliche Bemerkungen finden sich in den schon oben genannten Notizen von Müller. Demnach haben Rhinobatus und Torpedo drei Querreihen, die Rajae haben vier bis fünf und Myliobatis hat fünf Querreihen. Nach Owen besitzen Rhinobatus und Torpedo drei, Myliobatis und Raja batis fünf Querreihen, bei der letzteren findet Meckel dieselbe Anzahl. Nicht unmerkliche Abweichungen von diesen Angaben werden sich in den folgenden Zeilen ergeben.

Pristis antiquorum Latham.

Die Länge des noch sehr wohl erhaltenen Thieres betrug 76 Cm. wovon 19 Cm. auf die Säge kommen, der Conus war 1,4 Cm. lang.

Von den sechs Querreihen besteht die erste Querreihe aus drei Taschenklappen, die mehr wie doppelt so gross sind, als Klappen hinterer Reihen. Zwischen der ersten und zweiten Querreihe ist ein nur von den bekannten Längswülsten eingenommener freier Raum, der so gross ist, als die von zwei hinteren Querreihen eingenommene Fläche. Dann folgen die fünf hinteren Querreihen, von denen die zweite und dritte Querreihe je drei, die vierte, fünfte und sechste je vier Klappen zählen, welche Ueberzahl durch sehr kleine Zwischenklappen bewirkt wird. Die Längswülste lassen sich hier bis zum hinteren Ende des Conus verfolgen und zeigen sich die Reihenklappen — es sind meist Zungenklappen — der hinteren Querreihen denselben deutlich aufsitzend. Der von Klappen freie Theil der inneren Conuswand ist mit sehr feinen untereinander verflochtenen Sehnenfäden ausgekleidet, welche vorzugsweise in Längsrichtung verlaufen. Die Wand des Arterienstiels zeigt in ihrem Anfangstheil eine feine Querstreifen darstellende Sculptur.

Rhinobatus Horkelii M. u. H.

Länge des Thieres 72 Cm., des Conus 1,3 Cm. Während Pristis in Bezug auf Form und Anordnung der Klappen mehr den Haien ähnelt, erinnert Rhinobatus in dieser Beziehung mehr an das Verhalten der Rochen. Abweichend von den oben genannten Beobachtungen finde ich fünf Querreihen. Die erste besteht aus drei wohl ausgebildeten Taschenklappen, deren Mitteltheil besonders breit und dick ist; dem entsprechend zeigen auch die Längswülste eine bedeutende Stärke; diese ziehen deutlich erkennbar bis zum hinteren Ende des Conus. Die Klappen der zweiten bis incl. fünften

Querreihe sitzen mit ihrem Mitteltheil auf jenen Wülsten auf, während ihre dünneren Seitentheile sich an die Conuswand seitlich von den Wülsten inseriren. Da die Mitteltheile den Längswülsten grösstentheils angewachsen erscheinen, so zeigen sie eine viel geringere Tiefe als die taschenförmig ausgebuchteten Seitentheile. Jede der hinteren Querreihen enthält ausser den drei Reihenklappen, welche bedeutend kleiner sind als die Klappen der vordersten Querreihe, je zwei Zwischenklappen, welche sich durch die Verschiedenheit ihrer Grösse auch durch unregelmässige Stellung auszeichnen. Die Conuswand ist auch hier mit vielen der Länge nach verlaufenden Sehnenfäden ausgekleidet.

Raja oxyrrhynchus Lin.

Länge des Thieres 83 Cm., des Conus 1,7 Cm. Beim Oeffnen des Conus fällt sofort ein eigenthümliches Gebilde in die Augen, das zuerst Gegenstand der Beschreibung sein soll.

Jenseits der Grenze des Muskelbelegs, gleich im Anfangstheil des Arterienstiels findet sich ein vorspringender, dünner Saum, an dessen freien Rand die spitz ausgezogenen seitlichen Ränder der Taschenklappen sich inseriren. Dieser Saum zeigt zwei Flächen, die eine sieht nach vorn, ist peripheriewärts gewendet und ziemlich glatt, die andre sieht nach hinten gegen die Herzkammer zu und zeigt einzelne verästelte, leistenförmige Erhabenheiten und Sehnenfäden, die zur Gefässwand ziehen. Der eine Rand ist der Wand des Arterienstiels angeheftet, der andere ragt frei in das Lumen des Gefässes und dient den Taschenklappen der ersten Reihe als Anheftungsstelle. Die Anheftung geschieht so, dass die oben seitlich sich berührenden Ränder je zweier benachbarten Taschenklappen sich zu einem manchmal durchbrochenen, nicht mit der Gefässwand verwachsenen Strang vereinen, der continuirlich in jenen Saum übergeht. Erwähnt müssen noch werden zwei Längsleisten, welche mit einem dreiseitigen Felde von der oberen Fläche des Saumes entspringend, allmälig flacher werdend an der Wand des Arterienstiels in die Höhe ziehen. Denkt man sich Conus und Arterienstiel geschlossen, so liegt die eine dieser Längsleisten gerade nach vorne, die andere nach hinten, zwischen beiden gehen nach beiden Seiten hin die ersten Kiemenarterienäste ab.

Der Saum wird bei geschlossenem Conus und Arterienstiel als vorspringender Ring das Lumen des Gefässes bedeutend verengen.

Dieses Gebilde habe ich bei allen der Gattung Raja angehörenden Rochen gefunden, jedoch nur bei diesen; selbst bei verwandten Familien liess sich nicht die geringste Andeutung eines derartigen Saumes finden. Eine Beschreibung desselben ist meines Wissens noch nirgends gegeben. Für die Circulation scheint dieser Saum geradezu ein Hinderniss zu sein. Wenn auch die Klappen der vordersten Reihe mit ihrem vorderen Rande bei peripheriewärts gerichteter Blutwelle sich an den freien Rand des Saumes anlegen und so die Blutwelle ungehindert darüber hinweggleiten lassen, so erscheint doch der Saum für die Entleerung der gefüllten Taschenklappen der ersten Querreihe selbst hinderlich. Gegen die Annahme, dass dieses Gebilde eine Art Rudiment vorstelle, spricht abgesehen davon, dass bis jetzt nie eine in allen ihren Gliedern sich zurückbildende erste Querreihe beobachtet worden ist, der völlige Mangel anderer Stadien; wir finden immer wieder genau denselben Saum. Ebenso wenig sind wir berechtigt eine sich neubildende Querreihe anzunehmen. Es schien allerdings auf den ersten Blick, als ob hier die Bildung einer neuen nur aus zwei Klappen bestehenden Querreihe beginne, man denke sich nur jenen Saum durch die rückstossende Blutwelle allmälig vertieft. Allein derselbe Grund, der gegen eine Rückbildung spricht, erhebt sich auch gegen die Annahme einer Neubildung, nämlich der Mangel weiterer Stadien. Eine nach dieser Richtung ziehende Deutung würde schon aus diesem Grunde gewiss auf falsche Wege führen. Drei Querreihen stehen im Innern des Conus, jede derselben besteht aus drei Taschenklappen und drei längsgefalteten Zwischenklappen. Die Klappen der zweiten Querreihe sind die kleinsten und stehen der dritten Querreihe näher wie die ersten. Die seitlichen Ränder der Klappen der letzten Querreihe berühren sich mit der oberen Spitze. Die Längswülste sind bei allen Rajen deutlich zu sehen.

Raja radiata Donov.

Länge des Thieres 72 Cm., des Conus 1,3 Cm. Es finden sich vier Querreihen, von denen nur die zweite Querreihe weniger gut entwickelte Klappen zeigt, die übrigen besitzen Taschenklappen, die an Grösse nur wenig verschieden sind; doch findet seitliche Berührung nur in der vordersten Querreihe statt.

Jede Querreihe setzt sich aus drei Klappen zusammen, in den Zwischenräumen der zweiten Querreihe stehen kleine Knötchen.

Raja Schultzii M. u. H.

Länge des Thieres 53 Cm., des Conus 1,0 Cm. Vier Querreihen stehen im Innern des Conus. Die drei Taschenklappen der vordersten Querreihe sind die grössten. In der zweiten und vierten Querreihe stehen ebenfalls je drei Taschenklappen, während die drei Klappen der dritten Querreihe mehr zurückgebildet und unregelmässig geformt sind.

Raja clavata Rondolet.

Länge des Thieres in dem einen Falle 58 Cm. im andern 40 Cm., Länge des Conus 1,2 und 0,7 Cm.

Tiedemann findet bei Raja rubus [1] fünf Querreihen. Die beiden von mir untersuchten Exemplare von R. cl. zeigten jedesmal nur vier Querreihen. Jede derselben besteht aus drei sehr wohl erhaltenen Taschenklappen. Die erste Reihe ist nur wenig grösser und durch einen freien Raum, der so gross als die von der zweiten Querreihe eingenommene Fläche, von der zweiten Querreihe geschieden.

Auch bei

Raja batis Montagu

fand ich abweichend von Meckel's [2] und Owen's Angaben nur vier Querreihen statt fünf. Jede Querreihe setzte sich aus drei Taschenklappen zusammen; die der vordersten Querreihe waren etwas grösser. Das hier vorliegende Präparat ist ein einzelnes in Spiritus aufbewahrtes Herz aus der hiesigen Sammlung. Die Conuslänge beträgt 2,7 Cm.

Torpedo marmorata Rudolphi.

Bei den drei Exemplaren, deren Conuslängen circa 0,6 Cm. bei 36 — 42 Cm. Leibeslängen betrugen, habe ich jedes Mal vier Querreihen gefunden, also eine Querreihe mehr. Die drei Klappen der vordersten Querreihe sind grösser, als die der folgenden Querreihen, welche mit ihrem Mitteltheil den Längswülsten theilweise angewachsen sind und in Folge dessen eine geringere Tiefe als die Seiten-

[1] Raja rubus Bloch und Raja clavata Bloch sind von Müller und Henle unter den Synonymen von Raja clavata Rondolet angeführt.

[2] l. c. pag. 172.

theile aufweisen Die Klappen haben meist die Form von Taschenklappen. Die Querreihen stehen dicht hinter einander. Zwischenklappen haben sich in allen drei Fällen gefunden und war besonders die zweite Querreihe die bevorzugte.

Myliobatis aquila Risso.

Länge des Thieres 67 Cm., des Conus fast 1,0 Cm. Hier finden sich abweichend von den bisherigen Angaben sechs Querreihen; die erste derselben besteht aus drei Taschenklappen, welche an Grösse den Klappen der hintern Reihen bedeutend überlegen und von der zweiten Querreihe durch einen freien Raum getrennt sind, der grösser ist als die von der zweiten Querreihe eingenommene Fläche. Die hinteren Querreihen bestehen aus je drei Zungenklappen und einer wechselnden Anzahl von Zwischenklappen. Es findet sich hier wieder der seltene Fall, dass mehrere Zwischenklappen in einem Zwischenraum einer Querreihe auftreten (siehe oben Sphyrna). Jede der vier hintersten Querreihen zeigt in einem Zwischenraum zwei Zwischenklappen, von denen immer die eine die Form einer kleinen Zungenklappe hat, welche durch von ihrem freien Rande nach oben ziehende Sehnenfäden der Conuswand angeheftet ist, während die andre ein etwas grösseres länglich rundes Knötchen darstellt, welches nach oben und unten mit Sehnenfäden in Verbindung steht. Die zweite Querreihe besitzt zwei, die dritte und vierte Reihe je vier, die fünfte drei und die sechste zwei Zwischenklappen.

Chimaera monstrosa.

Die mehrfache Angabe, dass Chimära zwei Querreihen besitze, findet sich auch an den beiden Exemplaren, von denen das eine 53 Cm. das andre 60 Cm. lang war (die Conuslänge betrug in beiden Fällen 0,5 Cm.), bestätigt. Beide Exemplare befinden sich jedoch nicht im besten Zustande, so dass ein genaues Erkennen der Formverhältnisse der Klappen sehr erschwert wird. Die vorderste Querreihe bestand in beiden Fällen aus vier Taschenklappen, von denen die eine von geringerer Grösse schien. Die zweite Querreihe war in dem einen Falle durch einen freien Raum, der grösser war, als die von der vordersten Querreihe eingenommene Fläche, von dieser

geschieden und bestand aus fünf oder sechs Klappen verschiedener Form und Grösse, doch waren sämmtliche Klappen dieser Reihe in sehr schlechtem Zustande. Die zweite Querreihe des andern etwas besser erhaltenen Exemplars war ebenfalls durch einen freien Raum, der indessen nicht so breit war, von der vordersten Querreihe getrennt. Die zweite Reihe bestand aus 4 Taschenklappen verschiedener Grösse. In beiden Fällen war der Grössenunterschied zwischen den Klappen der ersten und denen der zweiten Reihe kein bedeutender. Auch standen die Klappen nicht gerade hinter einander, sondern waren unregelmässig gestellt.

Aus der Ordnung der Ganoiden wurden Accipenser huso, Accipenser sturio (hiervon mehrere Exemplare), Lepidosteus osseus und Amia calva untersucht. Obwohl von vielen Forschern die Mehrzahl der Querreihen festgestellt und theilweise durch oft vortreffliche Abbildungen dargestellt waren, so war dennoch eine nochmalige eingehendere Beschreibung nothwendig, weil wir sowohl hier am besten die Herkunft der Zwischenklappen verfolgen können, als auch im Stande sind einen fast directen Uebergang aus dem complicirten Klappenapparat der Selachier und Ganoiden zu dem einfacheren der Teleostier zu verfolgen.

Accipenser sturio.

Der Klappenapparat im Conus von Accipenser ist häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen. Koelreuter[1], Tiedemann[2], Cuvier[3]. Carus[4], v. Baer[5], Meckel[6] und andre haben sehr genaue theilweise mit Abbildungen versehene Beschreibungen gegeben. Bei vier von mir untersuchten Exemplaren verschiedener Grösse haben sich verschiedene Resultate ergeben. Der sehr lange Conus, dessen Länge eine beträchtliche Anzahl von Querreihen zu versprechen scheint, zeigt geöffnet nur wenig Querreihen. Die erste Querreihe ist von der zweiten durch einen sehr grossen freien Raum geschieden, der manchmal doppelt so gross ist als die von den hinteren Querreihen eingenommene Fläche. Das erste Exemplar, dessen Conus eine Länge von 3,3 Cm. hatte, zählte in der vordersten Quer-

---

[1] l. c. Accip. ruthen. hat demnach vier Querreihen.
[2] l. c. pag. 22.
[3] l. c. 72. Hier werden nur zwei Reihen angegeben.
[4] l. c. [5] l. c.
[6] l. c. pag. 173.

reihe drei Taschenklappen und ein kleines Knötchen, das leicht zu übersehen war, die zweite und dritte Querreihe waren aus je fünf verschieden geformten, bald grösseren bald kleineren Klappen zusammengesetzt; die Klappen der dritten Reihe standen nicht gerade hinter denen der zweiten Querreihe[1]. — Die vorderste Querreihe von zwei weiteren Exemplaren, deren Körperlänge 36 und 40 Cm. und deren Conuslängen nahezu 1 Cm. betrugen, zeigte vier Klappen, doch war in beiden Fällen eine der Klappen etwas zarter. Die zweite Querreihe zählte bei ersteren fünf bei letzteren sechs Klappen ungleicher Grösse, die dritte Querreihe fünf und vier Klappen. Bei einem von den beiden Herzen zeigten sich in dem grossen sonst freien Raum zwischen erster und zweiter Querreihe, nahe der ersten Reihe zwei Leisten, die möglicher Weise als Klappenrudimente gedeutet werden konnten. Die Bestätigung dieser Annahme brachte die Untersuchung eines weiteren (vierten) Exemplars von etwa gleicher Grösse, welches an dieser Stelle eine aus vier kleineren Klappen bestehende Querreihe aufwies. Die vorderste Querreihe bestand hier aus drei Taschenklappen und einem Rudiment, die dritte und vierte Querreihe aus je fünf Klappen, die Klappen der vierten Querreihe standen in gerader Linie hinter denen der dritten. Der grosse freie Raum im Conus zeigt bei der Betrachtung mit der Loupe sich mit sehr feinen Sehnenfäden, die jedoch der Conuswand überall dicht anliegen und angewachsen sind, ausgekleidet. Längswülste sind nicht zu sehen

Accipenser huso.

Einzelpräparat aus der Sammlung. Die Länge des Conus beträgt 5,5 Cm. Die vorderste Querreihe zählt fünf Taschenklappen, von denen die eine etwas schmäler, jedoch von gleicher Länge ist, wie die übrigen. Der zwischen erster und zweiter Querreihe gelegene Raum ist mehr wie dreimal so gross, als die von den beiden

---

[1]) Meckel, der gegen Tiedemann bemerkt, er habe immer vier Klappen in einer Reihe, und die Klappen gerade, nicht schief unter (hinter) einander liegend gefunden, scheint nur kleine Exemplare untersucht zu haben, bei denen allerdings meist vier Klappen in der ersten Reihe stehen und die Klappen der hinteren Querreihen noch nicht durch Stehenbleiben von Zwischenklappen und Rückbildung von Reihenklappen in unregelmässige Stellung gerathen sind, wie das bei grösseren Störherzen häufig zu sehen ist. Dagegen ist die Beobachtung Tiedemann's, dass die Klappen der beiden vorderen Reihen die kleinsten sind, von keinem der Autoren bestätigt worden.

hinteren Querreihen eingenommene Fläche. In der zweiten Querreihe liegen fünf, in der dritten sechs Klappen, die hinsichtlich ihrer Form und Grösse sehr verschieden von einander sind, auch ist die Stellung eine unregelmässige [1]).

Lepidosteus osseus Ag.

Joh. Müller hat zwei Arten von Lepidosteus (L. semiradiatus Ag. u. L. osseus Ag.) auf den Klappenapparat untersucht und war bei beiden zu anscheinend ganz verschiedenen Resultaten gelangt. »L. semirad. hat im Arterienstiel fünf gleich ausgebildete Klappenreihen, in jeder Längsreihe acht vollkommene Taschenventile, die durch Fäden zusammenhängen. Die der obersten Querreihe sind grösser« [2]). »Die Zahl und Anordnung der Klappen von L. osseus weicht von L. semiradiatus Ag. ab, es sind acht Längsreihen von Klappen vorhanden, darunter vier Reihen grösserer Klappen aus neun in jeder Reihe bestehend, dazwischen die zum Theil unvollständigen Reihen kleinerer Klappen. Wären alle Klappen ausgebildet, so wären 72 vorhanden, es sind aber nur gegen 54—60« [3]). Diesen beiden Beschreibungen hat er schematisch gehaltene Abbildungen beigegeben [4]).

Die Befunde Müller's in die uns mehr geläufige Beschreibung von Querreihen übertragen, besitzt L. semiradiatus acht Querreihen, jede zu fünf Taschenklappen, L. osseus neun Querreihen, von denen eine im besten Falle aus acht Klappen zusammengesetzt ist.

Das mir zu Gebote stehende Exemplar von Lep. osseus, dessen Länge 63 Cm. betrug, zeigte in seinem 1,8 Cm. langen Conus nur acht Querreihen. Zwischen erster und zweiter Querreihe war eine grössere Entfernung als zwischen zweiter und dritter oder dritter und vierter Querreihe. Möglich also, dass das Müller'sche Exemplar hier noch eine Querreihe erhalten zeigte und dadurch die Zahl der Querreihen auf neun brachte.

Die vorderste Querreihe zeigte die grössten Klappen und zwar vier vollkommene Taschenventile, die jedoch nicht die gleiche Breite

[1]) Die übliche Trennung in Zwischenklappen und Reihenklappen ist bei den beiden Accipenser weggelassen, weil durch ungleichmässige Rückbildung die Charactere verwischt worden sind.

[2]) Bau u. Grenzen d. Ganoiden l. c. pag. 126.

[3]) Ebendaselbst pag. 215. Erklärung der Kupfertafeln.

[4]) Tafel II Fig. 2 u. Tafel V 2.

besassen und vier Zwischenklappen, welche theilweise noch so wenig zurückgebildet waren, dass die grösste von ihnen nur wenig hinter dem kleinsten der vollkommenen Taschenventile zurückstand. Die Uebergangsformen berechtigen gewiss zu der Ansicht, dass diese Zwischenklappen früher (phylogenetisch) eben solche Taschenventile waren, dass also die vorderste Querreihe früher aus acht vollkommenen Taschenklappen bestand. Von dem verdickten Mitteltheile der vier Taschenventile, sowie von dem der zwei vollkommensten Zwischenklappen ziehen starke Sehnenfäden, die sich durch kleine Brücken in Verbindung mit der Conuswand halten, nach hinten, um an der Spitze der Klappen der zweiten Querreihe sich anzusetzen; von der Basis der Klappen der zweiten Querreihe springen Sehnenfäden zur Spitze der Klappen der dritten Querreihe, von diesen zu denen der vierten Reihe und so fort, so dass es den Eindruck macht, als hingen sämmtliche Klappen einer Längsreihe wie an einer Schnur aufgereiht an einem langen Sehnenfaden, der von der betreffenden Klappe der vordersten Querreihe ausgeht.

Diese starken Sehnenfäden sind nichts anderes, als die bekannten Längswülste, die sehr schmal und durch die starke Reduction der Klappen in ihrer Form ebenfalls stark verändert worden sind. Bei den unvollkommensten Klappen (in der zweiten, dritten und vierten Querreihe) gehen die Sehnenfäden direct an die Spitze der Klappen, bei den vollkommeneren (der sechsten, siebenten, achten Querreihe) an die der Conuswand zugekehrte Klappenfläche nahe der Spitze.

Die zweite Querreihe setzt sich aus den Nachfolgern der vier vollkommenen Taschenventile, also aus vier Reihenklappen, ferner aus vier Zwischenklappen, den Nachfolgern der vier Zwischenklappen der ersten Querreihe und aus noch kleineren Gebilden zusammen, welche in den freien Zwischenräumen zwischen je einer Reihenklappe und einer Zwischenklappe stehen, also Zwischenklappen zweiter Ordnung. Nicht jeder Raum zwischen Reihenklappe und Zwischenklappe erster Ordnung ist von solchen Zwischenklappen zweiter Ordnung eingenommen, sondern es stehen diese kleineren Rudimente vereinzelt, besonders da, wo die Zwischenklappen erster Ordnung noch am grössten sind. Die Zwischenklappen zweiter Ordnung sind am häufigsten in der zweiten, dritten und vierten Querreihe, werden weiter nach hinten immer seltener und verschwinden vollkommen in der siebenten und achten Querreihe. Das Nähere über die Zahlenverhältnisse findet sich in der Figurenerklärung.

Die Klappen der vordersten Querreihe sind um das Dreifache grösser als die der Hinterreihen, welche meist seitlich comprimirt sind und die Form von gefalteten Taschen haben.

Der Klappenapparat weicht von den bisher geschilderten nicht so sehr ab, als es auf den ersten Anblick wohl scheint, das Fremdartige des Aussehens wird nur durch die noch weniger reducirten Zwischenklappen bewirkt. Was den so merklich verschiedenen Befund bei L. semiradiatus betrifft, so ist vielleicht erlaubt, anzunehmen, dass die meisten Zwischenklappen so stark reducirt waren, dass MÜLLER sie nicht als Klappen gelten liess, dass also in Wirklichkeit der Unterschied kein so bedeutender war.

Amia calva.

Genaue mit guten Abbildungen versehene Beschreibungen liegen von VOGT[1] und von FRANQUE[2], welche, geringe Abweichungen in der Zahl der die hinteren Querreihen zusammensetzenden Klappen abgerechnet, mit den vorliegenden Befunden übereinstimmen. Ich fand in dem nahezu 1 Cm. langen Conus des 60 Cm. langen Thieres drei Querreihen[3] vor; die vorderste bestand aus vier Klappen, von denen jedoch zwei zurückgebildet und dem Ausfalle nahe waren. Amia besitzt also in der vordersten Querreihe nur zwei ausgebildete Taschenklappen, welche in ganz überwiegendem Grade an Grösse und Vollkommenheit der Form den Klappen der hinteren Querreihen (es stehen vier in jeder der beiden Hinterreihen überlegen sind. Letztere sind flache Taschenklappen von verschiedener Grösse, sie heben sich nur wenig von der Conuswand ab und zeigen sich der völligen Reduction, dem Ausfall, sehr nahe stehend.

[1] l. c. pag. 60. VOGT bildet Pl. 9 Fig. 2 das Verschmelzen von zwei benachbarten Klappen der hintersten Querreihe ab und sagt dazu »les deux valvules médianes du côté dorsal étant confondues en un seule poche«; einen derartigen Vorgang habe ich nie beobachten können; es kann vorkommen, dass eine Klappe allmälig sich nach der Seite einer rückgebildeten Klappe ausdehnt und dadurch schliesslich auch den Platz der zu Grunde gegangenen Klappe einnimmt, aber ein Verschmelzen von zwei Klappen zu einer habe ich nie gesehen und zweifle auch an einem solchen Vorkommen.

[2] l. c.

[3] MÜLLER (Bau u. Grenzen d. Ganoid. Nachtrag. pag. 204 gibt irrthümlicher Weise an, VOGT habe zwei Querreihen gefunden; VOGT beschreibt nämlich die Klappen der vordersten Querreihe gesondert als »forts rideaux musculaires«; auch OWEN gibt nur zwei Reihen an.

Aus diesem zeigt sich, dass die Klappeneinrichtung sich gewissermassen vorbereitet auf die einfachere Form und stellt Amia gewiss die besten Beweise für die Richtigkeit von Gegenbaur's Vergleichung der vordersten Querreihe der Selachier und Ganoiden mit der einzigen Klappreihe der Teleostier. Zwischenklappen in der vordersten Querreihe, wie sie Amia aufweist, finden sich auch bei einzelnen Teleostiern z. B. bei Xiphias [1]) und bei Orthagoriscus mola [2]).

Der Uebergang von den drei Querreihen von Amia zu der einzigen der Teleostier scheint durch Butirinus vermittelt zu werden, welcher nach Stannius in dem kurzen vom Bulbus arteriosus umfassten Conus zwei Querreihen, jede zu zwei Klappen birgt [3]).

Die gewonnenen Resultate noch einmal kurz zusammengefasst lauten:

1) Die als besondere Klappenformen beschriebenen Gebilde der hinteren Querreihen im Conus der Selachier und Ganoiden sind in verschiedenen Stadien der Rückbildung begriffene Taschenklappen.
2) Da die meisten der hinteren Querreihen in Rückbildung bis zum vollständigen Ausfall begriffen sind, kann nur die vorderste Querreihe, welche stets vollkommene Formen aufweist, mit der einzigen der Teleostier verglichen werden.
3) Die Zwischenklappen sind rudimentäre Glieder ausfallender Längsreihen.
4) Der Uebergang von dem mit vielen Querreihen besetzten langen Conus der Selachier und Ganoiden, zu der zwischen Ventrikel und Bulbus stehenden einzigen Querreihe der Teleostier wird durch Amia vermittelt.

Breslau, Mitte Januar 1876.

[1]) Berliner Abhandl. pro 1844 Tafel V. 5.

[2]) Wellenbergh. Observationes anatom. de Orthagorisco mola pl. 25 Fig. 4.

[3]) Bemerkungen über das Verhältniss der Ganoiden zu den Clupeiden insbesondere zu Butirinus von H. Stannius. Rostock 1846. pag. 7.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII u. XIII.

Die Querreihen sind stets mit römischen Ziffern bezeichnet.

Fig. 1. Conus (geöffnet) von Mustelus vulg. 3 mal vergrössert. Die vordersten Klappen zeigen sehr deutlich den verdickten Mitteltheil *m* und die dünnen Seitentheile *s*.

Die Klappen der zweiten Reihe sind Querleisten, die in der Mitte eine zipfelförmige Hervorragung besitzen. In der dritten Querreihe stehen Zungenklappen.

z. Zwischenklappen. *G*. obere Grenze des Muskelbelegs.

Fig. 2. Klappenapparat von Acanthias vulg. 3mal vergrössert. II. zweite aus sehr dünnen unansehnlichen Querleisten bestehende Querreihe. Von der dritten (III) Querreihe ist nur eine kleine Klappe erhalten.

z. Zwischenklappen. *L*. Längswülste.

Fig. 3. Klappenapparat von Squatina. 2mal vergrössert. Die mittelste Klappe der vordersten (I) Querreihe ist schwächer, die ihr folgende Längsreihe stark reducirt.

z_1, z_2, z_3. Aus drei Zwischenklappen bestehende Längsreihe.

Z. stark reducirte Zwischenklappen der vordersten Querreihe.

$\asymp$ An der Basis mit einer Reihenklappe zusammenhängendes Gebilde, das als eigenthümlich geformte Zwischenklappe angesehen werden kann.

L. Längswulst.

Fig. 4. Klappenapparat von Rhinobatus Horkelii. *L*. Die Längswülste, welche von der mittleren Verdickung der vordersten Klappen nach rückwärts bis zum hinteren Ende des Conus ziehen. L_1. In der Mitte durchschnittener Längswulst, man sieht die geringe mittlere Tiefe der Klappen.

Fig. 5. Klappen von Raja oxyrrhynchus dreimal vergrössert. Der Conus ist etwas in die Länge gezogen um den Saum *S* deutlich zur Anschauung zu bringen.

L. hintere Längsleiste.

L_1. durchschnittene vordere Längsleiste.

Z, *Z*, *Z*. Zwischenklappen.

Fig. 6. Klappen von Accipenser sturio dreimal vergrössert. *R*. Rudiment einer vordersten Klappe (Zwischenklappe). + + + + aus vier kleinen Klappen bestehende Querreihe in dem gewöhnlich freien Raume zwischen erster (I) und zweiter (II) dadurch zur dritten werdenden Querreihe.

Fig. 7*a*. Klappenapparat von Lepidosteus osseus dreimal vergrössert.

Fig. 7*b*. Derselbe. Die Querreihen sind mit römischen, die Längsreihen der Reihenklappen mit arabischen Ziffern bezeichnet. Die Reihenklappen sind weiss, die Zwischenklappen erster Ordnung schraffirt, die Zwischenklappen zweiter Ordnung schwarz gezeichnet. Die erste (I) Querreihe enthält vier Reihenklappen und vier Zwischenklappen erster Ordnung, in Summa 8. Die zweite (II) Querreihe 4 Reihenklappen, 4 Zwischenklappen erster und 4 Zwischenklappen zweiter Ordnung, zusammen 12; wären die letzteren in allen Zwischenräumen noch vorhanden, so würden es 8 sein. Die dritte (III), vierte (IV) und fünfte (V) Querreihe sind aus 4 Reihenklappen, 4 Zwischenklappen erster und 3 Zwischenklappen zweiter Ordnung zusammengesetzt. Die sechste (VI) Querreihe zählt 4 Reihenklappen, 3 Zwischenklappen erster und 1 zweiter Ordnung. Die siebente (VII) Querreihe 4 Reihenklappen und 3 Zwischenklappen erster Ordnung, die achte (VIII) Querreihe 4 Reihenklappen und 2 Zwischenklappen erster Ordnung.

Nach Müller's Ausdrucksweise hätte Lepidosteus 12 Längsreihen, von denen vier vollkommen entwickelt aus je 8 Gliedern, vier weniger vollkommene aus 5—8 Gliedern und vier ganz rudimentäre aus 2—5 Gliedern bestehen. Die Entfernungen der 2ten, 3ten und 4ten Querreihe von einander sind etwas zu gross angegeben.

Fig 1

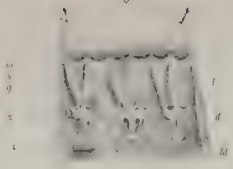


Fig 2

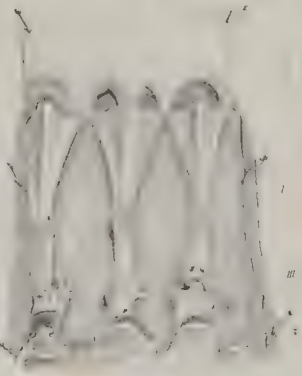


Fig 3

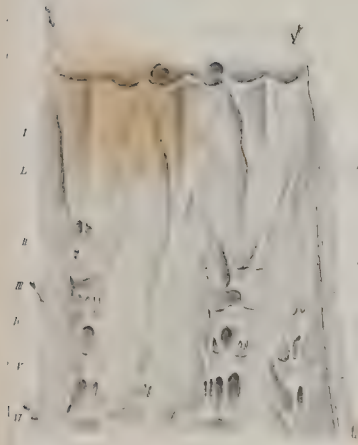


Fig 4

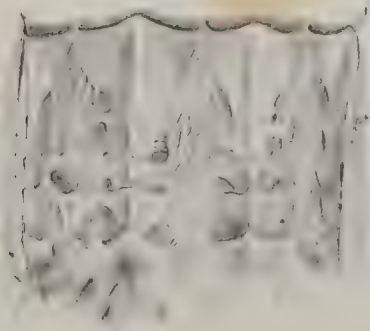


Fig 5

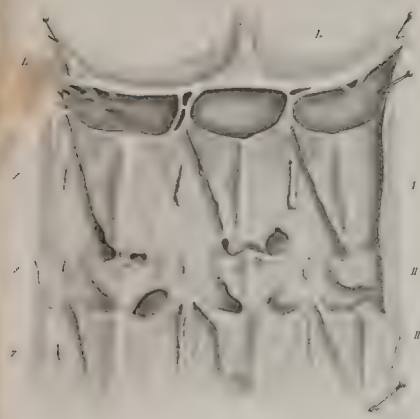


Fig 6

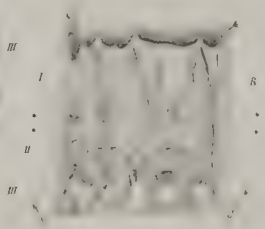


Fig 7a

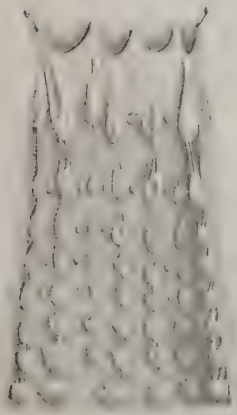
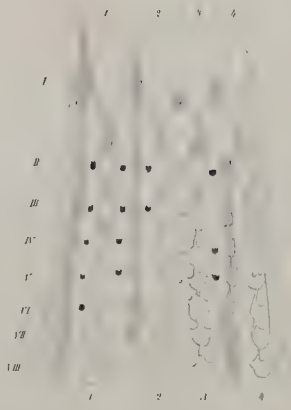


Fig 7b



Ueber den Ausschluss des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes.

Von

C. Gegenbaur.

Mit Tafel XIV.

Es gilt als eine feststehende Thatsache, dass der Beckengürtel der Säugethiere jederseits durch einen ursprünglich einheitlichen Skelettheil repräsentirt werde, der aus dem knorpeligen Zustand in den knöchernen übergehend, in drei als besondere Knochen unterschiedene Theile, das Darmbein, Sitzbein und Schambein sich gliedere, die im Acetabulum zusammenstossen, an der Bildung desselben sich mehr oder minder gleichmässig betheiligend. Mit der allmäligen Ossification der am Acetabulum bestehenden, die einzelnen Stücke trennenden Knorpelreste stellt dann der Knochen wieder ein einheitliches Ganzes dar, und tritt damit als Skelettheil auf dieselbe Stufe zurück, die ihm vor der beginnenden Ossification zukam. Die Pfanne, als die Vereinigungsstelle der drei noch am einheitlichen, knöchernen Hüftbein unterschiedenen Theile, dient zugleich zur Abgrenzung zweier Hauptabschnitte des Knochen, die man als einen dorsalen und einen ventralen auffasst. Der dorsale wird vom Darmbein gebildet und geht die Verbindung mit der Wirbelsäule ein, der ventrale Abschnitt wird durch zwei mehr oder minder divergirende Schenkel vorgestellt, davon das Schambein den vorderen, das Sitzbein den hinteren bildet. Beide stehen distal in Zusammenhang und umschliessen das Foramen obturatum. In dieser Einrichtung wiederholen sich im Wesentlichen die im Brustgürtel bestehenden Verhältnisse, und man hatte Grund sowohl die dorsalen als die ventralen Elemente beider Extremitätengürtel als homodyname Gebilde

anzusehen, das Darmbein der Scapula, das Scham-Sitzbein dem Coracoïd zu vergleichen. Auf die bei Amphibien und Reptilien gewonnenen Untersuchungsergebnisse gestützt, vermochte ich dieser Vergleichung eine breitere Unterlage zu geben, indem ich mit dem Nachweis eines von mir als »Procoracoïd« bezeichneten Theiles im Schultergürtel jener Thiere eine wenigstens in ihren Lagebeziehungen mit dem Schambein übereinkommende Bildung hervorhob. Da die Clavicula, bei genauerer Berücksichtigung ihrer ontogenetischen wie phylogenetischen Beziehungen, für irgend welche Theile des Beckengürtels kein Vergleichungsobject mehr sein konnte, war für den ventralen Theil des Beckengürtels nur mit Coracoïd sammt dem Procoracoïd eine Vergleichung möglich. Meine Deutung der Theile des Schultergürtels wurde im Wesentlichen von Parker angenommen, und in der Vergleichung der Theile des Schultergürtels mit jenen des Beckengürtels fand meine Auffassung bei Huxley Aufnahme. Bei diesen Vergleichungen bildet das Zusammentreffen der einzelnen Elemente des Schulter- und des Beckengürtels je in der die Pfanne für Humerus oder für Femur formenden Grube eine sehr wichtige Grundlage. Nur dadurch ist sowohl eine präcisere Unterscheidung dorsaler und ventraler Theile möglich, als auch wieder die ventralen Theile unter sich bestimmter vergleichbar sind. Der Antheil der drei Stücke an der Pfannenbildung ist aber keineswegs ein gleichmässiger. Bei Reptilien, Vögeln, wie bei den Säugethieren wird davon weit mehr als zwei Drittel durch das Ilium und Ischium gebildet, so dass die Hauptverbindung des Femur mit dem Beckengürtel den Darm-Sitzbeinen zukommt. Es entspringt daraus eine Ungleichwerthigkeit der Schambeine den Darm- und Sitzbeinen gegenüber, für welches Verhältniss auch die Verschiedenartigkeit der Bedeutung dieser drei Theile für die Muskulatur der hinteren Gliedmasse keineswegs gleichgültig ist.

Von dem Gesichtspuncte ausgehend, dass dem Os innominatum ein einheitlicher Knorpel zu Grunde liegt, dass also die an diesem auftretenden Ossificationen keine selbstständigen Skelettheile repräsentiren, könnte man die Frage nach dem Antheil dieser Stücke an der Pfannenbildung für eine wenig bedeutsame halten. Sie bewegt sich, von jenem Gesichtspuncte aus, nur um ein Mehr oder Minder der Ausbreitung einer an einem bestimmten Theile des continuirlichen Knorpels auftretenden Ossification, und ist anscheinend von jedem tieferen Eingreifen in die Auffassung des Wirbelthierskeletes ausgeschlossen. Dass eine derartige Beurtheilung der Ossificationen in der

That die richtige sei, dürfte vor einer schärferen Kritik kaum Stand halten. Vor Allem ist der Begriff eines »selbstständigen Skelettheils« ein relativer, und es wäre vielleicht nicht einmal sehr gewagt wenn Jemand behaupten wollte, dass kein einziger Skelettheil als vollkommen selbstständig, d. h. in allen seinen Zuständen von anderen Skeletgebilden unabhängig und ausser Continuität von ihnen existire. Denn der Nachweis der selbstständigen Existenz irgend eines Skelettheiles in diesem oder jenem Falle hat jene Frage noch lange nicht für's Allgemeine zur Erledigung gebracht. Aber ganz abgesehen von dieser Frage, so bleibt doch die Bestimmung des Antheils, den eine Ossification an der Bildung eines Knochens nimmt, in allen jenen Fällen von Bedeutung, in denen die Ossification nicht allgemein mit anderen Verknöcherungen desselben knorpeligen Skeletgebildes verschmilzt, sondern innerhalb grösserer Abtheilungen discret bleibende Knochen hervorgehen lässt. Dieses trifft sich beim Schultergürtel, wo wir Scapula und Coracoïd bis zu den Säugethieren herauf fast allgemein als gesonderte Knochen antreffen, und sie trotz der bei den Säugethieren erscheinenden Concrescenz als solche bezeichnen. In gleichem Falle findet sich aber auch der Beckengürtel, dessen Unterscheidung in einzelne Stücke in dem Discretbleiben derselben bei niederen Wirbelthieren gleichfalls seine tiefere Begründung hat. Endlich dürfte noch auf die Thatsache hingewiesen sein, dass in der Art der Ossification, vornehmlich im Auftreten selbstständiger Ossificationskerne, in nicht wenig Fällen die Andeutung einer primären Selbstständigkeit des bezüglichen Knorpeltheiles sich ausspricht, in welcher Beziehung ich nur auf meine Beobachtungen am Carpus und Tarsus von Reptilien, und am Tarsus der Vögel verweisen will. Hier liegen uns in einem Falle continuirliche Knorpel vor, die von mehrfachen Centren aus verknöchern, während im anderen Falle getrennte Knorpel bestehen, die durch ihre Lagerung den selbstständig ossificirenden Theilen des ersten Falls völlig homolog sich ergeben, so dass für diesen eine stattgefundene Concrescenz ursprünglich getrennt existirender Knorpelstücke angenommen werden darf.

Indem ich mich zur Vorführung der einzelnen Wahrnehmungen wende, will ich der weniger bedeutsamen Verhältnisse nur in der Kürze gedenken, gebe daher, die Abtheilungen der Säugethiere durchgehend, nur den mir in Bezug auf die angeregten Fragen wichtigeren Thatsachen einigen Nachdruck. Den Umfang der Beobachtungen beschränkte das Material, das zum grössten Theile die hiesige ana-

tomische Sammlung lieferte. Da nur die Skelete nicht völlig ausgewachsener Thiere zur Prüfung der vorliegenden Frage brauchbar sind, so wird dadurch eine weitere Beschränkung des Untersuchungsmaterials begreiflich.

Für die Monotremen ist das Eingehen des Schambeins in die Bildung der Pfanne bekannt. Es bildet von derselben jedoch etwa nur ein Viertel des Randes, und noch weniger trägt es zum Grunde bei. Bemerkenswerth ist der gleichmässige Pfannenrand in beiden Gattungen (s. Fig. 1 und 2), indem eine Incisura acetabuli fehlt. Dadurch kommt ein Gegensatz zu den übrigen Säugethieren zu Stande, die meines Wissens sämmtlich durch eine solche ausgezeichnet sind. Ob dieses Verhalten mit dem Fehlen eines Lig. teres in Zusammenhang steht, muss ich um so mehr als offene Frage ansehen, als bei andern Säugethieren mit einem Pfannenausschnitt doch auch das Fehlen des Lig. teres bekannt ist, wie z. B. von Erinaceus. Als ferner hervorzuheben ist bei Ornithorhynchus die völlig glatte Beschaffenheit des Vorderrandes der Darm-Schambeinverbindung, die bei vielen Säugethieren durch ein regelmässig vorkommendes Tuberculum ilio-pubicum ausgezeichnet ist. Dabei greift das Darmbein über das Schambein, und letzterem kommt ausschliesslich eine ansehnliche vorwärts gerichtete Fortsatzbildung (*tp*) zu, welche dem Tubere. ilio-pubicum entspricht. Das lehrt die Vergleichung mit Echidna, wo dieser Fortsatz durch einen niederen Vorsprung repräsentirt wird, der dem Darmbein bedeutend genähert liegt, so dass man ihn schon als ein Tubere. ilio-pubicum bezeichnen kann[1]).

Für die übrigen Säugethiere ist eine die Incisura acetabuli bildende Modification des Sitzbeins characteristisch. Dasselbe bildet gegen die Pfanne zu zwei Schenkel, einen hinteren oberen, und einen vorderen unteren. Der erstere ist immer stärker, verbindet sich mit dem Ilium und

[1]) Durch sein Verhalten bei den Monotremen tritt das Tuberculum iliopubicum (oder ilio-pubia) aus der Beziehung zu beiden ihm den Namen gebenden Knochen heraus in ein neues Verhalten, und man wird bei Ornithorhynchus versucht diesen Vorsprung als eine ursprünglich vom Schambein ausgehende Bildung anzusehen. Jedenfalls wird dieser Höcker nicht einfach von der Verbindung des Darmbeins und des Schambeins abgeleitet werden dürfen, ebensowenig als die Verbindungsstelle dieser beiden Stücke für alle Fälle aus der Lage des Höckers zu erschliessen ist. Wenn Meckel (Ornithorh. parad. descript. anat. Lips. 1826. p. 18) angab: »Loco unionis ossis ilium cum osse pubis emminentia ilio-pectinea ponitur longa et crassa . . .« so war das eine derartige irrige Folgerung. Uebrigens findet sich das Tub. ilio-pect. auch sonst bei den Säugethieren dem Schambein ausschliesslich zugetheilt, z. B. bei den Schweinen.

stellt den hinteren Theil der überknorpelten Pfannenfläche dar. Vergl. Fig. 3—6 *y*. Der vordere Schenkel (*x*) ist dünner, schlanker, zuweilen, wie bei den Wiederkäuern platt, und dient zur Verbindung mit dem Schambein. Gegen die Pfanne zu läuft er in die Fossa acetabuli aus. Beide Schenkel begrenzen den Ausschnitt des Pfannenrandes. Diese beiden Schenkel entsprechen den von mir bei den Crocodilen hervorgehobenen Fortsätzen (*x*, *y*) des Sitzbeines, welche die gleichen Beziehungen aufweisen, und sind in ähnlichem Verhalten auch am Ischium der Vögel nachweisbar[1]. Unter den Monotremen sind sie bei Ornithorhynchus nur durch ihr Umfassen des hinteren Pfannenrandes wahrnehmbar, dagegen deutlicher unterscheidbar bei Echidna (Fig. 1) wegen des durchbrochenen Pfannengrundes, der ähnlich wie bei Crocodilen und Vögeln von diesen Schenkeln des Sitzbeins seine hintere Begrenzung empfängt.

Die Betheiligung des Schambeines an der Pfanne ist unter den Marsupialien bei Phascolomys und Halmaturus von mir untersucht. In beiden ist sie sehr gering, bei ersterer Gattung bildet das Pubis ein Sechstel, bei Halmaturus nur ein Siebentel an der Circumferenz der Pfanne. Eigenthümlich schien mir ausserdem noch die Einfügung des Schambeins zwischen Darm- und Sitzbein bei Halmaturus, wodurch in auffallender Weise an ein Verhalten, das ich am Vogelbecken dargestellt habe, erinnert wird (Vergl. Fig. 3 der beigegebenen Tafel und Fig. 5 in Jen. Zeitschrift. Bd. VI. pag. 216.) An der Verbindungsstelle von Darm- und Schambein ist ein Tubere. iliopubicum (*ip*) deutlich ausgeprägt. Bei Halmaturus wird es zum grösseren Theile vom Ilium gebildet.

Unter den Insectivoren konnte ich nur bei Erinaceus jüngere Zustände des Beckens untersuchen und habe da nur die gewöhnliche Betheiligung des Schambeins an der Pfanne erkannt.

Der bei weitem auffallendste Befund ergibt sich unter den Nagern bei der Gattung Lepus (Fig. 4). Das Sitzbein ist acetabular in die oben erwähnten zwei Schenkel (*x*, *y*) gesondert, davon der obere (*y*) einen breiten Gelenkflächentheil der Pfanne bildet, indess der untere (*x*), den Boden des Pfannenausschnittes formirend, bis weit über die Incisur nach vorn reicht, und sich ventral von der Pfanne mit dem Schambein verbindet. Vom Ilium geht gleichfalls ein ansehnlicher Fortsatz vor und unterhalb der Pfanne ab um theils (*r*) mit dem Schambein, theils mit dem vorderen Schenkel (*x*) des

[1] Jenaische Zeitschrift. Bd. VI. pag. 215.

Sitzbeins zusammenzutreten. So wird also das Schambein von jeder Theilnahme an der Pfanne ausgeschlossen. Ich habe dieses Verhalten gemeinsam sowohl beim Hasen wie beim Kaninchen beobachtet, so dass es wohl als eine generische Eigenthümlichkeit betrachtet werden darf. An der Darm-Schambeinverbindung erstreckt sich das Tuberculum ilio-pubicum, welches grösstentheils dem Schambein angehört, auf dessen Kamm es ausläuft. Die Trennung des Schambeins vom Darm-Sitzbein ist noch deutlich wahrnehmbar wenn die Scham-Sitzbeinsynchondrose bereits spurlos verschwunden ist. — Von anderen Nagern habe ich nur die Verbindung der drei Stücke in der Pfanne zu constatiren vermocht, doch standen mir nur wenige jugendliche Skelete zu Gebote. Die Edentaten zeigten in Manis und Bradypus bezüglich der Theilnahme des Schambeins an der Pfanne nichts abweichendes. Nur für Manis muss ich die frühere distale Verschmelzung des Sitzbeines mit dem Schambein hervorheben. Dasselbe gilt auch für Choloepus. Bei einem jugendlichen Exemplare fand sich zugleich in der Pfannenregion noch ein ansehnliches aus verkalktem Knorpel bestehendes Stück, das die drei knöchernen Theile des Hüftbeins trennte, und zwar derart, dass noch der ganze ventrale Pfannenrand von ihm gebildet wurde. Während sowohl das Darmbein als das Sitzbein nicht blos ein Randsegment der Pfanne bildeten, sondern auch noch in einen Theil des Bodens der letzteren einsprangen, war das Schambein durch eine breite Knorpelpartie vom Rande der Pfanne getrennt. Wie nun auch im Fortgange des Ossificationsprocesses die Beziehungen der drei Stücke zu einander und damit zur Pfanne sich gestalten mögen, so scheint in diesem Falle doch jedenfalls eine Verzögerung des Fortganges der Ossification des Schambeins gegen den Pfannenrand ausgesprochen zu sein.

Unter den Carnivoren dürfte dagegen die Verbindung des Schambeins in der Pfanne allgemeine Regel sein, wenn auch die Ausdehnung des bezüglichen Schambeinabschnittes eine gegen die beiden anderen Stücke nur geringe ist. Viel bedeutender ist das in die Pfanne aufgenommene Stück des Schambeins bei den Wiederkäuern.

Unter den Primaten war mir eine etwas grössere Zahl jüngerer Exemplare zu untersuchen möglich und hier fand ich folgende Verhältnisse. Sehr bedeutend ist die Betheiligung des Schambeins am Acetabulum bei den Arctopitheken, ähnlich auch bei den Anthropomorphen mit Ausnahme von Hylobates, bei dem das Schambein nur einen kleinen Theil des vorderen Pfannenrandes bildet. Bei Cerco-

pithecus ist unter bedeutender Vergrösserung des vorderen Sitzbeinschenkels nur ein ganz geringer Theil des bezüglichen Schambeinendes zur Pfannenbildung verwendet C. fuliginosus u. C. spec.?, wogegen bei Inuus das Schambein von der Pfanne völlig ausgeschlossen ist. Bei einer nicht näher bestimmbaren Species war das Schambein vom vorderen Sitzbeinschenkel durch ein dreieckiges verkalktes Knorpelstück getrennt (Fig. 5 *r*). Aber auch dieser Knorpelrest fand sich schon fast ausserhalb der Pfanne, die zum grösseren Theile vom Sitzbein, zum kleineren vom Darmbein gebildet ward. Bei einem Exemplar von Inuus erythraeus ist kein solcher Knorpelrest mehr vorhanden, und das Sitzbein tritt weit vor die Pfanne (Fig. 6), die gleichfalls zum grössten Theile vom Darmbein gebildet wird. Immer ist es der vordere (untere) Schenkel des Ischium, welcher auf Kosten des von der Pfanne verdrängten Schambeins eine Vergrösserung erfahren hat, und indem dieser Theil zugleich bedeutend abgeplattet erscheint, bedingt er eine Erweiterung und Verflachung der Incisura acetabuli. Die Verschmelzung des Scham- und Sitzbeines vor dem Foramen obturatum war übrigens auch bei den aufgeführten Affen schon vollständig erfolgt, und die bezügliche Stelle zeigte keine Trennungsspur.

Aus den geschilderten, sehr verschiedene Abtheilungen der Säugethiere betreffenden Fällen geht das Eine mit Bestimmtheit hervor: dass nämlich in dem Verhalten der drei das Hüftbein zusammensetzenden Stücke zur Bildung der Pfanne eine bedeutende, stufenweise ausgeprägte Verschiedenheit sich geltend macht, die am prägnantesten im Verhalten des Schambeins sich ausspricht. Von Fällen, wo dieser Knochen einen grossen Theil der Pfanne, wenn auch nicht ein Drittel derselben mit bilden hilft, bis zu solchen, in denen der Ausschluss von der Pfanne vollständig erfolgt ist, finden sich vielfache Zwischenstufen. Bei aller Verschiedenheit in dem Grade der Betheiligung des Sitz- und Darmbeines an der Pfannenbildung kommt es jedoch in keinem bis jetzt beobachteten Falle zu einem völligen Ausschlusse eines dieser beiden Knochen. Es ist also das Schambein in dieser Hinsicht das variabelste Stück des Hüftknochens, und seine Betheiligung an der Pfanne wird nicht mehr als allgemeines Verhalten anzusehen sein.

Was nun die Beurtheilung dieses Verhaltens angeht, so wird vor Allem die Meinung zu prüfen sein, dass es sich hier etwa um individuelle Schwankungen des Verknöcherungsganges handle. In dieser Beziehung ist von Wichtigkeit zu constatiren, dass solche

oder selbst mindere Schwankungen in der Ossification des Hüftbeins bis jetzt nicht beobachtet sind, dass vielmehr überall da wo eine grössere Anzahl von jüngeren Beckenformationen untersucht wurde, eine ausserordentliche Beständigkeit in dem Betheiligungsgrade der Stücke an der Pfannenbildung festzustellen war. Hier ist vor Allem auf das Verhalten des Hüftbeins des Menschen zu verweisen, wo in zahlreichen Fällen die grösste Uebereinstimmung zu finden ist.

Auch an in grösserer Zahl untersuchten jüngeren Becken von Wiederkäuern und Carnivoren (Hunden) ward die Gleichmässigkeit des Verhaltens nicht gestört gefunden. Ebenso bot eine grössere Individuenzahl von Lepus timidus stets den gleichen Befund. Durch keine Thatsache empfängt aber die Annahme eine Stütze, dass die bald mehr bald minder weit in die Pfanne eingreifende Ossification des Schambeins oder der gänzliche Ausschluss desselben von der Pfanne nur eine individuelle Abänderung sei. Vielmehr erscheint jene Verschiedenheit als ein für die Gattung oder Familie typisch gestaltetes Verhalten, mit dem man als solchem zu rechnen haben wird.

Man kann nun den Grund dieser typischen Verschiedenheit in geänderten functionellen Beziehungen suchen, die jedoch für jetzt kaum zu bestimmen sein dürften, wie sicher sie auch bestehen, denn aus jenen Differenzen geht für den vollendeten Zustand des Hüftbeines kaum eine wichtig erscheinende Einrichtung hervor, nicht einmal für die Lage des Tub. ilio-pubicum. Sucht man dagegen nach Beziehungen des bei einzelnen Säugethieren bestehenden Ausschlusses des Schambeins von der Pfanne zu den Verhältnissen bei anderen Wirbelthierclassen, so findet sich nur bei den Crocodilen ein entfernt vergleichbares Verhalten, indem bei diesen das Schambein einen mit dem Darm-Sitzbein beweglich verbundenen Knochen vorstellt. Die Pfanne des Hüftgelenkes wird hier ausschliesslich vom Darm-Sitzbein gebildet. Früher war ich geneigt diesen hochgradigen Ausschluss des Schambeins von der Pfanne als den Endpunct eines Vorganges aufzufassen, für den bei den Vögeln durch die geringe Betheiligung des Schambeins an der Pfanne vermittelnde Zwischenstufen bestehen. Ich war dabei, ohne freilich die bezüglichen Fragen zu discutiren, von der Voraussetzung ausgegangen, dass in der bei Amphibien gegebenen einfachsten Form des Hüftbeins, der nur aus Einer Ossification hervorgehende, ventrale Theil desselben einem Scham-Sitzbeine entspräche, wie dies allgemeine Annahme ist. Bei einer Verbreiterung dieses in die Symphyse eingehenden Ske-

lettheiles war das allmälige Auftreten einer Fensterbildung verständlich, die als »Foramen obturatum« das ursprünglich einheitliche Schamsitzbein in einen vorderen Schenkel, das Schambein, und einen hinteren, das Sitzbein, trennte. Eine ähnliche Erscheinung am ventralen Stücke des Schultergürtels der Saurier konnte zu dieser Anschauung den Weg bahnen. Ich muss aber jetzt bekennen, dass ich eine solche Vergleichung mit dem Schultergürtel für nicht richtig halte. Das Coracoïd nimmt seine Ossification von einer einzigen Stelle aus, wie sehr auch eine Fensterung in ihm entfaltet sein mag. Durch die letztere wird keine besondere Ossification hervorgerufen. Da auch das Procoracoïd keine selbstständige Ossification besitzt, sondern, wie ich zuerst nachgewiesen habe, von der Scapula aus verknöchert, so gibt es am Schultergürtel nichts auf die selbstständige Ossification des Schambeins Beziehbares. Wenn die Scapula dem Ilium homodynam ist, so ist es das Coracoïd nur dem Ischium, nicht diesem und dem Schambein zusammen. Dem zufolge ist aber auch die Phylogenie des Schambeines nicht einfach durch einen Sonderungsvorgang aus einem indifferenten Scham-Sitzbein nachweisbar und es gestaltet sich die Frage nach der Bedeutung des Schambeins zu einer offenen.

Einen Fingerzeig für die Richtung in welcher eine Lösung dieser Fragen sich ergeben wird, erhält man durch die Erwägung folgender anatomischer Thatsachen:

1) Im Beckengürtel der Amphibien wird die Pfanne des Hüftgelenkes nur vom Darm-Sitzbein gebildet. Ein als Schambein zu deutender knöcherner Skelettheil ist nicht nachgewiesen.

2) Bei den Eidechsen und Schildkröten bietet sich zwar das Bestehen eines mit der Pfanne verbundenen Schambeins, aber der Antheil an jener Pfanne ist geringer als der einer der beiden andern Bestandtheile des Hüftbeins.

3) Die Crocodile besitzen das als Schambein zu deutende völlig ausser Beziehung zur Pfanne, es ist dem Darmsitzbein nur angefügt.

4) Sehr gering ist die Betheiligung des Schambeins an der Pfanne bei den Vögeln.

5) Endlich sind auch bei den Säugethieren das Darm- und das Sitzbein die an der Pfanne weitaus am meisten betheiligten Stücke, und das Schambein erreicht bei einigen nicht einmal den Rand der Pfanne.

In allen grossen Abtheilungen der mit ausgebildetem Becken versehenen Wirbelthiere besteht somit ein den Minderwerth des Schambeins für die Pfanne in verschiedenem Maasse ausdrückendes

Moment; welches auf die Bedeutung des Darm-Sitzbeines als Stütze und Verbindungsstück der gesammten Hintergliedmasse einen erhöhenden Einfluss hat, und die Hypothese begründen kann, dass der eigentliche Beckengürtel ursprünglich nur durch das Darm- und Sitzbein, oder vielmehr durch ein später mit der Verknöcherung in diese beiden Stücke sich sonderndes Knorpelstück gebildet werde. Das Schambein wäre dann ein erst mit dem primären Hüftbein sich secundär verbindendes Stück, welches bei den Amphibien noch gar nicht nachgewiesen ist, unter den Reptilien bei Crocodilen die primärste Beziehung zum Beckengürtel besitzt. Diese Anschauungsweise verliert den Character des Hypothetischen durch eine von E. Rosenberg gemachte Entdeckung von der selbstständigen, ausser Continuität mit der Darm-Sitzbeinanlage erfolgenden Entstehung des Schambeins beim Menschen. Ich hatte Gelegenheit an mir vorgelegen habenden Präparaten mich von dieser wichtigen Thatsache zu überzeugen, und thue derselben im Einverständniss mit dem Entdecker hier nur in der Kürze Erwähnung, da die ausführlichen Mittheilungen wohl bald erfolgen werden.

In der Zusammenfassung des Vorgeführten hätten wir also vor dem eigentlichen Beckengürtel noch ein besonderes selbstständiges Skeletelement, das Schambein, für dessen Herkunft noch keine sichere Vorstellung möglich ist, so dass wir hier noch nicht auf das typische Wirbelthierskelet beziehbaren, noch nicht von einfacheren primitiven Zuständen ableitbaren Verhältnissen begegnen. Diese erscheinen durch das Bestehen der Ossa marsupialia bei niederen Säugethieren noch mehr complicirt, denn man wird diese Knochen nicht für blosse Ossificationen von Sehnen halten dürfen. In dieser Beziehung glaube ich, dass Huxley [1], der sie als Verknöcherungen der Aponeurose des Musc. obliq. externus erklärt hat, nicht im Rechte ist. Mag auch das Verhalten dieser Skelettheile am ausgebildeten Thiere diese Deutung stützen, so widerspricht ihr doch der Befund bei Embryonen. Solche habe ich von Didelphys auf diese Theile untersucht und eine knorpelige Grundlage gefunden. Die mit dem Schambein articulirende Partie der Beutelknochen war vollständig knorplig, und dieser Knorpel setzte sich vorwärts unter bedeutender Verjüngung in einen aus Knochenlamellen bestehenden, ihn scheidenartig umfassenden Beleg fort, an welchen die Sehne des genannten Bauchmuskels sich befestigte. Die Verknöcherung war somit

[1] Manual of the Anatomy of vertebrated Animals. London 1871. p. 38.

eine oberflächliche, perichondrale, sie war es, welche die Beziehung des Skelettheils zur Sehne vermittelte, woran der darunter befindliche Knorpel unbetheiligt war. Da der Knorpel nicht etwa blos an der Articulationsstelle des Knochens mit dem Schambein vorhanden war, wo er sich im ausgebildeten Zustande des Skelettheiles noch findet, sondern sich unter einer knöchernen Scheide weiter empor erstreckte, kann das Verhältniss nicht mit jenen Befunden identificirt werden, wo an einer primären Ossification, an einem Skeletgebilde, das durchaus keine knorpelige Anlage besitzt, allmälig Knorpelgewebe da hinzutritt, wo der Knochen mit andern Skelettheilen Articulationen eingeht. In diesen Fällen ist die Ossification das zuerst auftretende, Knorpel das hinzukommende. Dagegen muss in unserem Falle der Knorpel wegen seiner Ausdehnung als das primäre, die oberflächliche Ossificationsschicht als das secundäre beurtheilt werden. Geht nun auch von dieser letzten das Wachsthum des Skeletstückes in die Länge aus, so dass in späteren Stadien es den Anschein gewinnt als ob der ganze Knochen oder doch sein grösster Theil auf diese Art entstanden sei, so ist bei Beurtheilung dieses Verhaltens eben doch jenes frühe Stadium mit in Betracht zu ziehen, und daraus ergibt sich, dass den Beutelknochen eine selbstständige knorpelige Grundlage zukommt. Diese repräsentirt einen besondern Skelettheil, der vor dem Schambein gelegen, durch Beziehungen zum äussern schrägen Bauchmuskel sich nach vorn zu vermittelst hinzutretender Knochenlamellen bedeutender in die Länge erstreckt. Das Verhältniss dieses durch Knochengewebe besorgten Längenwachsthums ist vollkommen ähnlich dem Wachsthum des vorderen Darmbeinfortsatzes bei den Vögeln, wie das von mir früher[1] ausführlich beschrieben ward.

Diese sich aus der Anlage ergebende Auffassung des Os marsupiale complicirt offenbar die Deutung des Beckens in derselben Richtung wie es durch das Verhalten der Schambeine geschah. Wir werden nunmehr mit zwei vor dem eigentlichen Beckengürtel liegenden Skelettheilen zu rechnen haben, und damit stellen sich neue, bisher ungeahnte Aufgaben. Für deren Lösung kann nur die sorgfältigste embryologische Untersuchung die Bahn brechen. Bis dies geschehen, wird jedes vergleichende Urtheil, jede weiter ausgreifende Deutung der bis jetzt bekannten Thatsachen zurückzuhalten sein.

[1]) Jenaische Zeitschrift. Bd. VI. p. 212 u. flgde.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV.

Fig. 1. Rechtes Hüftbein von Echidna. *m.* Beutelknochen.
Fig. 2. Dasselbe von Ornithorhynchus. *m.* wie in Fig. 1.
Fig. 3. Pfannentheil des rechten Hüftbeins von Halmaturus.
Fig. 4. Rechtes Hüftbein von Lepus timidus.
Fig. 5. Pfannentheil des rechten Hüftbeins von Inuus spec.
Fig. 6. Desgleichen von Inuus erythraeus.

Für alle Figg. gültige Bezeichnung.

Il. Darmbein.
Is. Sitzbein.
P. Schambein.
r. Schambeintheil, *s.* Sitzbeintheil } des Darmbeins.
x. Schambeintheil, *y.* Darmbeintheil } des Sitzbeins
tp, *ip.* Eminentia ilio-pectinea s. tuberculum ilio-pectineum. (Tub. ilio-pubicum.)

Gegenbaur, gez.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Asterien und Ophiuren.

Von

Wichard Lange.

Mit Tafel XV—XVII.

Die ersten histiologischen Untersuchungen des Seesterns, welche von mir im Frühjahr 1875 im zoologischen Institute zu Kiel begonnen wurden, bezweckten, den feineren Bau der Sehorgane von Asteracanthion rubens (Retz.) genauer zu studiren. Die Eigenart der histiologischen Elemente und ihrer Anordnung führten bald zur weiteren mikroskopisch-anatomischen und histiologischen Untersuchung der ganzen radialen Nervenbahn sowie zur Vergleichung mit anderen Arten und Gruppen der Echinodermen. In letzterer Beziehung fesselten mich besonders die Ophiuren, speciell die Ophiura tenturata (Forbes), deren Vergleichung mit dem Seesterne sich als sehr lehrreich herausstellte. Was die Anordnung des Materials anbetrifft, so bin ich theils der allmäligen Entstehung meiner Arbeit gerecht geworden, theils practischen Rücksichten gefolgt. So habe ich z. B. das, was ich zur Anatomie und Histiologie der Ophiuren beitragen kann, der Hauptsache nach in die Darlegung der Verhältnisse beim Seestern eingeschoben, weil jene Data bedeutend klarer und geeignet sind, auf einen Theil der letzteren willkommenes Licht zu werfen. Dergestalt habe ich den Versuch zur Beantwortung der schwierigsten Fragen erst gemacht, nachdem ich mir vorher einen sicheren Boden zur Vergleichung geschaffen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Carl Möbius, sage ich hier für den mannigfachen wissenschaftlichen Rath,

mit welchem er mich während meiner Untersuchungen unterstützte, meinen aufrichtigen Dank.

Kiel, März 1876.

I. Zur radialen Nervenbahn der Asterien.

(Anatomie.)

Ventralwärts zwischen den Reihen der Ambulacralfüsschen ist die Ambulacralfurche eines jeden Armes geschlossen durch ein Band (Fig. 1 u. 2, *b*), dessen Querschnitt die Form eines stumpfen Winkels zeigt. Die Oeffnung dieses Winkels ist dorsalwärts, die Spitze ventralwärts gerichtet. Das peripherische Ende des Bandes bildet die bekannte kolbige Anschwellung, in welche die Einzelaugen des Seesterns eingebettet sind (Fig. 3, *ak*). Dieses Band ist das vielgenannte orangefarbene Gefäss Tiedemann's [1]) oder der platte bandartige Nervenzweig Joh. Müller's, welcher Letztere das orangefarbene Ringgefäss Tiedemann's für den Nervenring erklärte [2]). Die radiale Nervenbahn ist von Einigen als solide, von Anderen als hohl hingestellt worden. Statt jedoch im Voraus auf die widersprechenden Ansichten verschiedener Forscher einzugehen, ziehe ich es vor, in die Darstellung meiner eigenen Untersuchungen die Ansichten Anderer einzuflechten. Im anderen Falle würde ich immerhin gezwungen sein, mich häufig zu wiederholen.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Querschnittes durch den Arm von Asteracanthion rubens der Ostsee, welche am besten geeignet ist, eine richtige Vorstellung von einigen wichtigen topographischen Verhältnissen zu geben.

Am meisten dorsalwärts in der Ambulacralfurche liegt das Ambulacralgefäss (Fig. 1 u. 2, *a*), eingebettet in ein lockeres Bindegewebe (Fig. 2, *bd*). Darunter spannt sich zwischen den gelenkartig verbundenen Ambulacralplatten (*w*) ein starker Quermuskel (*m*) und ein horizontales bindegewebiges Septum (Fig. 2, *h*). Durch letzteres wird die Oeffnung des stumpfen Winkels, welchen das oben erwähnte Band auf dem Querschnitte darstellt, annähernd zu einem

---

[1]) T. Tiedemann. Anatomie der Röhrenholothurie des pomeranzfarbigen Seesterns und des Steinseeigels. Heidelberg. 1820.

[2]) Joh. Müller, Ueber den Bau der Echinodermen. Abh. der Königl. Akad. der Wissenschaft. zu Berlin aus dem Jahre 1853. Dessen Archiv 1853.

gleichschenkligen Dreiecke geschlossen. Den ganzen Bezirk, welcher somit dorsalwärts vom bindegewebigen Horizontalseptum, ventralwärts von der äusseren Grenze des Bandes umschrieben wird, bezeichne ich vorläufig mit dem von meinen Vorgängern adoptirten unbestimmten Namen »Nervenbahn«.

Das Dreieck nun, welches die Nervenbahn auf dem Querschnitte zeigt, umgrenzt, wie die Figuren 1 und 2 andeuten, einen Hohlraum, welcher durch ein verticales Septum (*s*), angeheftet an die Spitze des Dreiecks einerseits und an die Mitte der Basis andererseits, in zwei gleiche Theile (*c*, *c*) getheilt wird. Schon Joh. Müller sah diese senkrechte Leiste und erklärte sie für den Nerven Tiedemann's. Was uns hier zunächst interessirt, ist die Thatsache, dass das in Frage stehende Band (*b*) an der Bildung eines Canales betheiligt ist, welcher in der Längsrichtung des Armes die Nervenbahn durchzieht. In der That erklärten noch verschiedene Forscher die Nervenbahn für hohl, so Owsjannikow [1]) und besonders Greeff [2]) und Hoffmann [3]). Nach den obigen Auseinandersetzungen würden wir aber nicht von einem, sondern von zwei neben einander liegenden, durch das verticale Septum getrennten Canälen zu reden haben. Wenn dagegen Hoffmann deren drei beschreibt und Greeff sogar von vieren zu reden geneigt ist, so kann ich den Ansichten Beider nicht beipflichten. Nachdem auch Greeff den Querschnitt in gleicher Weise wie ich geschildert hat — ohne jedoch des Quermuskels Erwähnung zu thun — fährt er fort (II p. 97 : »Prüft man aber genauer, so erkennt man, dass die senkrechte Scheidewand, die den Nervencanal zunächst in zwei grössere seitliche Hälften scheidet, kurz vor ihrer Basis in drei Blätter auseinanderfährt, ein mittleres senkrechtes, die Fortsetzung der Hauptscheidewand, und zwei in einem spitzen Winkel davon abgehende seitliche. Hierdurch entstehen abermals zwei kleinere Hohlräume, die ebenfalls die Lumina

---

[1]) Th. Owsjannikow. Ueber das Nervensystem des Seesterns. Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Académie de St. Pétersbourg. März 1871.

[2]) R. Greeff. Ueber den Bau der Echinodermen. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg.

1. Mittheilung: Sitz.-Ber. No. 8. Nov. 1871 (I)
2. - - - - - 6. Juli 1872 (II)
3. - - - - - 11. Nov. u. Dec. 1872 (III)

} Mit diesen röm. Ziffern werde ich fortan die entspr. Mittheilungen citiren.

[3]) Zur Anatomie der Asteriden; von Dr. C. K. Hoffmann, Conservator am Reichsmuseum zu Leiden (aus dem Niederländischen Archiv für Zoologie. Band II. Erstes Heft. 1873).

zweier Canäle zu sein scheinen. Die radiale Nervenbahn würde somit von vier Canälen durchzogen sein.« Ein ganz ähnliches Bild, wie es hier Greeff schildert, erhielt auch ich auf manchen Querschnitten, aber nicht auf allen. Erhielt ich dasselbe, so fehlte im Gegensatz zu der oben von mir gegebenen Beschreibung eines Querschnittes der Quermuskel (*m*), und der Durchschnitt des Ambulacralcanals stellte sich nicht als geschlossener Kreis dar, wie in den Figuren 1 und 2*a*, sondern als Oval (Fig. 2*b*, *a*), welches nach beiden Seiten sich in die kurzen Zweige (Fig. 2*b*, *z*) für Ampulle und Saugfüsschen auszieht. Ferner war auf einem solchen Querschnitte das Lumen der hohlen Nervenbahn nicht in zwei sondern in vier kleinere Lumina getheilt (Fig. 2*b*, *c*, *c*; *x*, *x*.). Dieses Bild wird dadurch hervorgerufen, dass vom oberen Dritttheil des Septums nach beiden Seiten Querzweige ausgehen, das Septum mithin als Kreuz erscheint (wie Figur 2 *b* zeigt). Löste ich ein Stück eines Armes vollständig in Querschnitte auf, so kehrten beide Bilder in regelmässigen Intervallen wieder, und es galt daher, um die Verhältnisse des Septums richtig aufzufassen, beide zu combiniren. Aus dieser Combination folgt, dass das verticale Septum in regelmässigen Abständen zwei Querstränge nach rechts und links entsendet, welche die beiden Längscanäle (*c*, *c*) der Nervenbahn durchkreuzen. Ein glücklich geführter horizontaler Längsschnitt aber kann allein geeignet sein, einen solchen Sachverhalt klar und übersichtlich aufzudecken. Die beigefügte Skizze (Fig. 4) ist nach einem solchen Horizontalschnitte gezeichnet. Der zu Grunde liegende Schnitt zeigt bei der tiefsten Einstellung des Mikroskops scharf den Ambulacralcanal mit seinen Zweigen, bei höherer die Quermuskeln (*m*), bei noch höherer die Querzweige (*z*) und den Theil des Septums, von welchem dieselben ausgehen. (Die Zeichnung gibt nur das eine Ende des etwas schräg gefallenen Schnittes, wo der Ambulacralcanal weggeschnitten und nur bei *a* durch die punctirte Linie angedeutet ist. Das Septum mit seinen Zweigen (*z*) und die darunter sich ausspannende Quermuskulatur (*m*) sind deutlich erkennbar. Vergl. dazu auch Fig. 5.)

Wenn somit bewiesen ist, dass es nur zwei durch das verticale Septum getrennte Längscanäle in der radialen Nervenbahn gibt, obwohl die an bestimmten correspondirenden Stellen durch den Arm geführten Querschnitte vier Lumina zeigen, so ist damit zugleich begreiflich, wie Greeff vier Canäle vermuthen konnte, wo er anfangs nur zwei entdeckte. Ein Blick auf Fig. 4 lehrt übrigens, dass man noch ein drittes Bild erhalten kann auf Querschnitten, welche

weder den Quermuskel[1], noch die Zweige des Septums treffen. In keinem Falle aber habe ich bei scharfen Präparaten Bilder bekommen, welche drei Lumina in der Weise zeigten, wie HOFFMANN sie abbildet. — Zur weiteren Illustration des Mitgetheilten verweise ich noch auf die verticalen Längsschnitte (Fig. 3 u. 17 *a*), welche bei *m* die Quermuskel, bei *s* das Septum zeigen.

Meine Untersuchungen hinsichtlich dieser Verhältnisse beziehen sich auf Asteracanthion rubens Retz.) der Ost- und Nordsee, Solaster papposus Retz.) und Astropecten aurantiacus Phil.) der Nordsee. Bei Cribrella sanguinolenta (O. T. Müll. ist, beiläufig bemerkt, der Querschnitt der Nervenbahn nicht dreieckig. Das Band, welches die Ambulacralfurche deckt, zeigt auf dem Querschnitte nicht jenen für die besprochenen Species characteristischen Winkel.

Die Zweige des Septums lassen sich bis zu den von mir aufgefundenen und unten näher zu beschreibenden Ventilen des Ambulacralgefässsystems verfolgen. Die Figur 4, in welcher bei *c* ein solches Ventil durch den Schnitt eben getroffen ist, illustrirt diesen Befund. Ihr weiteres Verhalten ist mir dunkel geblieben. Auch am frischen Bande von Asteracanthion r., welches ich mit einer Pincette aus der Ambulacralfurche gerissen, konnte ich des Septums als eines Stranges ansichtig werden, welcher in regelmässigen Abständen nach beiden Seiten Zweige entsendet.

Das Septum endigt nach HOFFMANN in dem dorsalwärts vom Augenkolben gelegenen Fühler. Dieser zeigt nach ihm »innerlich eine

[1]) Diese Quermuskeln sind merkwürdiger Weise von GREEFF und HOFFMANN bei ihren Betrachtungen nicht berücksichtigt worden. »Bei den Asterien«, sagt JOH MÜLLER, »sind die rechten und linken Ambulacralplatten in der Mitte der Armfurchen zusammen beweglich verbunden, so zwar, dass sie durch ineinander greifende Zähne eine Art Gelenk bilden; unterhalb und oberhalb der gezähnten Verbindung liegen Quermuskeln, welche das Ambulacrum erweitern und verengern. Durch die mit einander verbundenen Apophysen der Ambulacralplatten hat der mittlere Theil des Ambulacrums, von der Bauchhöhle aus betrachtet, die Gestalt einer Wirbelreihe mit Seitenfortsätzen. Der Ambulacralcanal des Arms, entspringend aus dem Ringcanal des Wassergefässsystems, liegt auf der Knochencolumne des Strahls am tiefsten in der Rinne dieser Columne. Darüber liegen die äusseren Quermuskeln, welche die Hälften der wirbelartigen Stücke gegen einander zu bewegen, die Ambulacra zu verengen vermögen. Erweiterungen des Gefässes drängen sich zwischen je zwei Quermuskeln; hier entspringt der Ast zum Saugfuss, quer hin verlaufend. Der Saugfuss ist auf das Loch zwischen den Seitenfortsätzen der wirbelartigen Stücke aufgesetzt und verlängert sich durch dieses Loch hindurch in die inwendig unter dem Ambulacralskelet liegende Ampulle«. (JOH. MÜLLER l. c. pag. 167. 168.)

Höhlung, welche mit der der radialen Nervenstämme in Zusammenhang steht. In diese Höhlung setzt sich die senkrechte Leiste fort, welche sich an die Spitze des Fühlers inserirt. Durch die in dieser Leiste vorkommenden Muskelfasern kann der Fühler, wenn er hervorgestreckt war, zurückgezogen werden«[1]. Von diesen Angaben kann ich nur die eine bestätigen, welche den Fühler innerlich mit einer Höhlung ausgestattet sein lässt. Greeff spricht von Höhlungen des Auges und des Fühlers, »welche zusammen einen Canal bilden, der weiter hin nach hinten d. h. nach der zum Munde verlaufenden Ambulacralrinne sich fortzusetzen scheint«[2]. Nun ist in der That die Höhlung des Fühlers nichts anderes als das Ende des Ambulacralcanals (Fig. 3, *e*), wie ich sowohl an verticalen Längsschnitten als auch an Querschnitten, in welche ich die Spitze eines Armes vollständig auflöste, zu demonstriren vermag, und enden somit die radialen Wassergefässcanäle allerdings blind, wie Hoffmann anzunehmen geneigt ist[3]. Dass aber die Höhlung des Fühlers die Fortsetzung derjenigen der radialen Nervenbahn sei, muss ich bestreiten und eo ipso die von Hoffmann angegebene Endigungsweise des Septums. Die Bewegungen des Fühlers werden mit Hülfe einer ihm eigenen Längsmuskulatur in ähnlicher Weise wie die der Saugfüsschen bewerkstelligt. Was ich über die Endigungsweise des Septums zu bemerken habe, werde ich bei einer anderen Gelegenheit einflechten. Dass man übrigens von einer besonderen Höhlung des Auges spricht, welche sich in die Höhlung des Fühlers fortsetze (Greeff l. c. I pag. 3), scheint mir nicht ganz am Platze. In Wahrheit existirt nur eine Höhlung als terminale Erweiterung des Ambulacralcanals (Fig. 3, *e*), welche wir eher als Höhlung der Fühlers, denn als Höhlung des Auges ansprechen können.

Um den Sachverhalt noch einmal kurz zusammen zu fassen: Die radiale Nervenbahn ist hohl und von einem senkrechten Längsseptum durchzogen, welches die Höhlung der ersteren in zwei neben einander laufende Längscanäle scheidet. In regelmässigen Intervallen, immer zwischen je zwei aufeinander folgenden Wirbelstücken, entsendet das Septum, zugleich mit dem Ambulacralcanal und ventralwärts von demselben, nach beiden Seiten Zweige, welche die Lumina jener Canäle durchkreuzen.

---

[1] l. c. pag. 10.
[2] l. c. I. pag. 4.
[3] l. c. pag 19.

Hinzufügen will ich noch, dass GEORGE OSSIAN SARS, in seinen 1875 erschienenen höchst interessanten Researches on the structure and affinity of the genus Brisinga, auch für die Brisinga nur zwei Längscanäle der radialen Nervenbahn constatiren konnte[1].

Bei genauerer Prüfung aber ergibt sich weiter, dass das verticale Septum nicht einfach, sondern aus zwei Blättern gebildet ist, die sich an der Spitze des Dreiecks je nach rechts und links umschlagen (Fig. 2 *a*, *s*, *s*,). Ebenso ist die Natur desselben von GREEFF beschrieben worden (l. c. II pag. 97). Diese Blätter erscheinen auf Schnitten meist dicht an einander gelagert. Nicht selten aber begrenzen sie ein Lumen, welches an den Knotenpuncten, wo die Zweige abgehen, das Bild eines Kreuzes liefert. So kann sich auf Querschnitten ein drittes Lumen zeigen, welches aber durchaus nicht dem dorsalen der drei Lumina in der Figur 11 u. 12 Taf. I) von HOFFMANN entspricht (Fig. 2*a*, *z*). Das ganze Septum scheint ein in der hohlen Nervenbahn aufgehängtes schlauchartiges Gebilde zu sein, dessen Wände sich meistens, wahrscheinlich durch den Einfluss des Alkohols, contrahiren und zusammen klappen.

Ehe ich nach dieser Schilderung der allgemeinen topographischen Verhältnisse der r. Nervenbahn zur Histiologie derselben übergehe, gebe ich eine Beschreibung des schon erwähnten Ventilsystems des Ambulacralgefässes, welche sich hier am zwanglosesten anreiht.

II. Ueber ein Ventilsystem im Bereiche der Wassergefässbahnen.

(Asteracanthion *r.*; Astropecten aur.)

Jeder kurze Seitenzweig eines radialen Ambulacralgefässstammes mündet in einen Hohlraum, der sich nach unten in das Saugfüsschen (Fig. 2 *b*, *sf*), nach oben in die contractile sehr muskulöse Ampulle (Fig. 2 *b*, *amp* öffnet. Die Ampulle ist schon lange als eine Art Pumpe zum Behufe der Schwellung des Füsschens betrachtet worden. Den Pumpen fehlten nur die Ventile. Die Schwellung der Füsschen bei Asteracanthion rubens ist ziemlich bedeutend, das

[1] On some remarkable forms of animal life from the great deeps off the Norwegian coast. II. Researches on the structure and affinity of the genus Brisinga, based on the study of a new species: Brisinga coronata, by GEORGE OSSIAN SARS, Professor of Zoology at the University of Christiania. Christiania. 1875. pag. 26.

erigirte Füsschen von ziemlich prallem Ansehn. Deshalb wird der Druck innerhalb der Gefässbahn, wenngleich er durch die Contraction der Ampullen erhöht wird, schwerlich genügen, diese Erscheinungen zu erklären, besonders, wenn wir die Communication des Ambulacralgefässsystems mit dem umgebenden Medium bedenken. Ein einziges Füsschen kann geschwellt und in prallem Zustande erhalten werden. Die Füsschen einer abgeschnittenen Armspitze sind noch längere Zeit fähig, ein lebhaftes Spiel zu unterhalten. Durch Pressen einer bestimmten Gruppe von Ampullen kann man ausserhalb des Wassers die entsprechende Gruppe von Füsschen zur Erection bringen. Auf Grund dieser Ueberlegungen und Erscheinungen kann man geradezu folgern, dass ein ventilartiger Verschluss gegen den Gefässstamm vorhanden sein muss, wie er denn auch wirklich in Gestalt von Taschenventilen vorhanden ist (hierzu Fig. 5 u. 6).

Am besten bekommt man die Ventile auf einem horizontalen Längsschnitte zu Gesicht (Fig. 5, *v*). In jeden von dem Stamme abgehenden Zweig sieht man den Längsdurchschnitt eines Trichters hineinragen, dessen enge Oeffnung nach dem Saugfüsschen und dessen weite Oeffnung nach dem Ambulacralgefäss sieht (Fig. 5, *t*). Das Ventil hat dadurch auf einem solchen Schnitte das Ansehen zweier gegen einander geneigter Klappen. Davon aber, dass es keine eigentlichen Klappen sind, überzeugen uns Querschnitte durch das Ventil (in Fig. 5 durch die punctirte Linie angedeutet), welche wir auf verticalen Längsschnitten durch den Arm des Seestern erhalten müssen (Fig. 6). Wir ersehen aus denselben, dass das Ventil gebildet wird durch zwei seitliche Taschen (*tsch*), welche einen verticalen von dem Gefässstamme nach dem Füsschen hin sich verengenden Spalt (*t*) zwischen sich lassen. Man blickt (Fig. 6) vom Saugfüsschen her in die Taschen und den Spalt hinein (in der Richtung des Pfeiles in Fig. 2 *b*). Die Ampulle und deren Communication mit dem Saugfüsschen, dessen Wandung (*sf*) durch den Schnitt gestreift ist, hat man sich über der Papierfläche zu denken. Contrahirt sich die Ampulle und wird in den beiden Taschen das Wasser angestaut, da der Spalt keinen schnellen Abfluss gewährt, so müssen sich die nichts weniger als straff angezogenen Wände des Spaltes aneinander legen und dadurch den Rückfluss des Wassers in das Hauptgefäss verhindern. Ob der Verschluss des Ventils noch durch die Action zweckentsprechender Muskelfasern befördert wird, muss ich dahin gestellt sein lassen. Doch scheinen sich Muskelfasern aus der Längsmuskelschicht des Saugfüsschens direct auf

die Ränder des Spaltes fortzusetzen. Es ist die verticale Stellung des Spaltes, welche bedingt, dass man durch Querschnitte kaum zu einer Einsicht in diese Verhältnisse gelangen wird. Diesem Umstande schreibe ich es zu, dass bisher dieser Apparat des Wassergefässsystems, durch welchen allererst dasselbe zu einem wahren Pumpsystem wird, übersehen worden ist. Nunmehr erhellt, »dass bei einer Einziehung der Saugfüsschen immer deren Ampullen sich füllen, sowie bei einer Ausstreckung derselben zunächst der Inhalt der Ampullen sie schwellt« [1]). Das Spiel der Ambulacralfüsse beruht auf einem Wechselspiel ihrer eigenen kräftigen Muskulatur und derjenigen der Ampullen. Contrahirt sich die Ampulle, so wird gleichzeitig die Längsmuskulatur des Füsschens weniger angespannt sein und umgekehrt. Ist weder die Muskulatur des Saugfüsschens noch die der Ampulle besonders angespannt, so wird dem gelegentlichen Wasseraustausch zwischen Ambulacralgefäss und Saugfüsschen nichts im Wege stehen.

Was den Fühler anbetrifft, welcher für gewöhnlich in ausgestrecktem Zustande zu verharren pflegt, so habe ich weder Ampullen, welche ihn speisen, noch einen ventilartigen Abschluss gegen den Ambulacralgefässstamm entdecken können und bin daher geneigt, seine weniger energische Schwellung lediglich dem Drucke innerhalb der Gefässbahn zuzuschreiben. Das schnelle Einziehen des Fühlers wird bewerkstelligt durch seine schon oben erwähnte Längsmuskulatur.

Die beschriebenen Ventile habe ich beobachtet bei Asteracanthion rubens und Astropecten aurantiacus. Auffallend ist, dass nach Sars die Ampullen des Brisinga sehr dünnhäutig und nicht im Stande sind, zur Schwellung der Füsschen activ beizutragen. »As regards the proper movement of the water-feets, it is effected apparently only by help of the muscles imbedded in their walls; not as is usually supposed by any independent contraction of the ampollae belonging to the water feet. These ampollae are in any case in the Brisinga so extraordinarily thinskinned, that they scarcely could have any other destination than to take up the superfluous water as simple reservoirs when the water-feet are contracted, and again to deliver out the water required when the water-feet are extended« [2]).

Den Ophiuren fehlen contractile zur Schwellung der Füsschen

[1]) Gegenbaur, Grundriss der Vergl. Anatomie 1874. pag. 237.

[2]) l. c. pag. 41, 42.

dienende Ampullen. Die Seitenzweige des Ambulacralcanals treten seitlich in besonderen Canälen durch den compacten Wirbelkörper hindurch, um die in einer Pfanne des letzteren sitzenden Saugfüsschen zu erreichen (vergl. Joh. Müller l. c. und mein Schema, Fig. 11). Der Mangel einer Ampulle ist durch Bau und Localisirung des Saugfüsschens ersetzt. Das Saugfüsschen ist zu einem weiten muskulösen Sacke ausgedehnt, welcher sein dünneres unteres Ende durch eine enge bindegewebige Scheide nach aussen vordrängen kann. Der oben einmündende Zweig des Ambulacralcanals ist (im Gegensatz zu den Asterien) eng, und eine Ringmuskulatur an der Einmündungsstelle wird genügen, sein Lumen zu schliessen. Nach einigen Präparaten von Ophiura texturata scheint mir die Oeffnung nur in einem schmalen Schlitz zu bestehen.

III. Histiologie der radialen Nervenbahn des Seesterns.

A.

Die meisten histiologischen Elemente des Seesterns lassen sich im frischen Zustande höchst ungenügend oder gar nicht untersuchen und man ist gezwungen, seine Zuflucht zu Härtungen zu nehmen. Ich schicke hier einige Worte über die angewandten Methoden voraus. Zum Behufe der Herstellung von Zerzupfungspräparaten hilft man sich angesichts der erwähnten Calamität am besten mit sehr verdünnter Osmiumsäure, ein Ausweg, welchen auch Hoffmann besonders eingeschlagen hat. Ueber Concentration der Lösung und Dauer der Behandlung Genaueres anzugeben, ist fast müssig, da man bald auf diese, bald auf jene Weise besser zum Ziele gelangt. Um sich vor Irrthümern zu hüten, denen man bei Zerzupfungspräparaten in Folge der gewaltsamen Dislocation der Elemente gar leicht anheimfällt, ist ein Rückhalt an klare nach allen Richtungen durch ganze Körpertheile geführte Schnitte von grosser Bedeutung. Hier begegnet man jedoch bei den sehr skeletreichen Thieren nicht unerheblichen Schwierigkeiten. Die Echinodermen der Ostsee zeichnen sich aber durch geringere Härte der Skelettheile vortheilhaft vor denen der Nordsee aus. In Alkohol gehärtete und in reines Stearin eingeschmolzene Theile von Asteracanthion rubens liessen sich sehr gut schneiden, ohne dass eine Entkalkung nöthig gewesen wäre. Die meisten von mir beigebrachten histiologischen Details beziehen sich daher auf Asteracanthion rubens der Ostsee, und wenn

ich im Allgemeinen »Seestern« sage, so denke ich an diesen. Zum Färben bediente ich mich des Picrocarmins und Carmins. Auch mit Osmiumsäure leicht behandelte und darauf in absolutem Alkohol gehärtete unter Umständen noch mit Picrocarmin gefärbte Theile lieferten sehr gute Bilder. Ausgezeichnet stellt diese Methode auf Schnitten das Stäbchenepithel dar. Auch von Thieren mit sehr hartem Skelet, z. B. der Ophiura texturata habe ich mich bemüht Schnitte durch nicht entkalkte Theile zu machen und die Chromsäurebehandlung, welche weniger scharfe Bilder lieferte, nur als Aushülfe in Anwendung gebracht.

Ich stelle jetzt noch kurz die Angaben von Greeff und Hoffmann über die radiale Nervenbahn, welche ich nicht gut meiner eigenen Darstellung vollständig einflechten kann, ohne die Sache zu bunt zu machen, im Auszug zusammen.

Greeff findet »die Oberfläche des ganzen Nervensystems, sowohl des Ringes wie der Radialstämme mit einem lebhaft schwingenden Wimperüberzuge bekleidet«. »Auf die Cuticula folgt ein kleinzelliges Plattenepithel und auf dieses eine breite nach innen scharf abgegrenzte und ebenfalls mit einem, dem äusseren ähnlichen, inneren Epithel bekleidete Schicht, die, mit Ausnahme der zu den eigentlichen Schwerkzeugen gehörenden Gebilde, ganz dieselbe Zusammensetzung aus Fasern und Zellen zeigt« wie sie der Parenchymschicht des Auges angehörig ist. »Diese Schicht, die das eigentliche aus der Bauchfurche leistenartig sich erhebende breite Band oder Blatt bildet, ist das orangefarbene Gefäss Tiedemann's und das Nervensystem Joh. Müller's. Anscheinend endigt dieses Band, beiderseits von der Ambulacralrinne, am Grunde der Saugfüsschen. Prüft man aber genauer an guten Querschnitten, so sieht man, dass das Band, allmälig schmaler werdend, umbiegt und direct in die Haut der Saugfüsschen übergeht und sie bildet. Die fragliche ambulacrale Leiste des Nervensystems ist mit kurzen Worten nur eine Fortsetzung oder Ausstülpung der äussern Haut, in die sie sowohl durch Vermittlung der Saugfüsschen, als auch an anderen Stellen direct übergeht. Sie kann somit wohl nicht als das Nervensystem betrachtet werden, wenn auch in sie Nervenelemente von innen eintreten, sondern als das Integument, das die im Innern liegende Nervensubstanz umschliesst. Diese letztere, die innere Wandung des Integuments auskleidend, ist ihrerseits durchbrochen von dem durchziehenden obenerwähnten Canal«. Auch an das »Septum scheint sich beiderseits

die Nervensubstanz hinauf zu ziehen, so dass hierdurch das Nervensystem in zwei Theile geschieden sich darstellt. Bezüglich der Zusammensetzung dieser Nervensubstanz konnte ein Unterschied zwischen Ring- und Radialstämmen bisher nicht aufgefunden werden. In beiden Theilen finden sich Zellen und Fasern« (l. c. I pag. 6 u. 7).

L. c. II pag. 95: »Das, was TIEDEMANN als Nerven angibt, sind keinesfalls solche, sondern das, was er als das orangefarbene Gefäss beschreibt mit seinen in die Arme tretenden Aesten, sind unzweifelhaft zunächst die Nerven. Aber diese Nerven, breite, Fasern- und Zellen-haltige Bänder, umschliessen unmittelbar ein Canalsystem, und dieses ist das TIEDEMANN'sche orangefarbene Gefäss mit seinen Arm-Aesten. Beides. Nervensubstanz und Blut, sind in unmittelbarster Berührung, Gefäss und Nerv untrennbar mit einander verbunden, der Letztere ist gewissermassen die Scheide des Ersteren.«

Daselbst pag. 101: »Das ganze Augenparenchym scheint überhaupt ungemein reich an Nervenelementen zu sein, ja zum grössten Theil daraus zu bestehen. Dasselbe gilt von den Hauptstämmen des eigentlichen Nervensystems, sowohl den Ring- als den Radialnerven. Auch hier scheinen die Nervenelemente nicht blos auf die inneren Schichten beschränkt, sondern das ganze Nervenband aus Nervenfasern (radiären und longitudinalen) und Ganglienzellen zusammengesetzt zu sein.«

L. c. III pag. 156: »Das Nervenband nämlich, aus der Ambulacralrinne sich erhebend und schmaler werdend, geht direct auf die Haut der Bauchfurchen und Saugfüsschen über, die äussere Hautschicht derselben bildend. (Nervenschicht.)«

So weit GREEFF.

Nach HOFFMANN stimmt die histiologische Structur der radialen Nervenstämme mit der des Nervenringes vollkommen überein (l. c. pag. 8).: »Aeusserlich sind die Nervenstämme mit Wimperhaaren bekleidet; darauf folgt eine Cuticula«, »und darauf ein sehr kleines Pflasterepithelium. Auf das Pflasterepithelium folgt die eigentliche Nervensubstanz.« — »Die in den Nervenblättern enthaltene Nervensubstanz setzt sich andererseits auch auf der senkrechten Leiste theilweise fort.« — »Die mikroskopische Untersuchung lehrt nun, dass in den Nervenblättern eine sehr grosse Anzahl von Ganglienzellen vorkommt. In jeder Zelle, deren Diameter von 0,005 bis 0,008 Mm. wechselt (Fig. 14), bemerkt man einen sehr grossen Kern, welcher den Zellkörper fast vollkommen ausfüllt. Im Innern der

Kerne kommt ein Kernkörperchen vor. Das Protoplasma der Zellen ist äusserst feinkörnig. Von jeder Zelle entspringen gewöhnlich zwei Fortsätze oder Fasern (Nervenfasern), eine centrale und eine pheripherische. Die erstere ist gewöhnlich kürzer als die letztere, welche sich zuweilen dichotomisch theilt. Die Fasern sind unmessbar dünn, entbehren sowohl der Markscheide als der Hülle und bestehen nur aus Cylinderaxen. Die peripherischen sowohl als die centralen Nervenfortsätze können sehr schöne Varicositäten zeigen. Die Fasern kreuzen einander in allerlei Richtungen. Zellen und Fasern liegen in einer feinkörnigen Grundsubstanz eingebettet, welche der grauen Hirnsubstanz höherer Thiere ähnelt. Ausserdem verlaufen in den Nervenblättern auch noch stäbchenförmige Fasern, gewöhnlich in radiärer Richtung. Ihre Bedeutung ist mir aber unbekannt geblieben. Mit den Nervenzellen hängen sie nicht zusammen.«

Die sowohl von Greeff als auch von Hoffmann angegebene äussere Bewimperung der radialen Nervenbahn habe auch ich hin und wieder zu beobachten Gelegenheit gehabt, ohne allerdings im Stande zu sein, die Grenzen derselben genau zu fixiren. Die Wimpern sitzen auf der ziemlich derben glashellen Cuticula (Fig. 2 *a*, *ct*). Nach einem nun folgenden Plattenepithel, wie es Greeff und Hoffmann angegeben, habe ich oft, aber immer vergebens gesucht. Ich finde vielmehr unter der Cuticula eine dichte Lage langer Zellen von bemerkenswerther Gestalt (Fig. 2 *a*, *ep*; Fig. 8, *ep*; Fig. 7, *ep*). An einem relativ langen, die ganze sogenannte Parenchymschicht Greeff's durchsetzenden Stabe sitzt als Köpfchen der eigentliche Zellenleib mit Kern und Kernkörperchen (Fig. 7. *ep. f*). Der Stab dringt oft in den letzteren ein und ist dann nicht selten bis zur Oberfläche desselben nach Behandlung mit Osmiumsäure zu verfolgen. Häufig ist der Stab auch seitlich mit dem Leibe der Zelle verbunden. Am entgegengesetzten Ende hat er eine leichte Gabelung. Diese gegabelten Stäbchenzellen sind radiär angeordnet, so dass sie auf jedem Querschnitte und Längsschnitte in die Augen fallen. Die Stäbchen lassen Zwischenräume zwischen sich, während die Köpfchen der Zellen eine zusammenhängende Decke bilden, welche die Cuticula trägt. Diese Decke ist oft dicker als das Köpfchen der Zelle lang. Dadurch aber, dass die eigentlichen Zellleiber in nicht ganz gleicher Höhe am Stabe angebracht sind, sich prosenchymatisch zwischen einander schieben und auch manchmal eine Lückenzelle ohne Stab zwischen sich haben, wird die eigenthümliche Structur der Decke

hervorgebracht, welche auf dickeren Schnitten als eine compacte mit Kernen erfüllte Schicht erscheint. Vergebens habe ich nach einem Zwischengliede zwischen dieser Decke und der Cuticula gesucht. An Zerzupfungspräparaten sieht man häufig noch einzelne Zellen oder Gruppen von Zellen an der Cuticula kleben und kann sie künstlich unter dem Mikroskop von derselben trennen: soweit ich sehen konnte, stossen sie direct an dieselbe. Da sich bei Anwendung von Färbungsmethoden nur jene Decke hervorstechend färbt und auf Quer- und Längsschnitten als rother Streifen unter der Cuticula erscheint, so könnte dadurch vielleicht der Schein eines kürzeren Epithels hervorgerufen werden, welches allerdings immer noch eher als Cylinder- denn als Plattenepithel zu bezeichnen wäre.

Die zwischen den Stäben gelassenen Räume erscheinen auf Querschnitten fein punctirt (Fig. 2 *a*). Längsschnitte (Fig. 8) und Zerzupfungspräparate lehren, dass dies die Folge ist von äusserst feinen, dicht gelagerten Fibrillen, welche parallel mit der Cuticula in longitudinaler Richtung zwischen den Stäben durch die ganze Länge des Armes hinziehen (Fig. 8, *fb*). Diese äusserst feinen Fibrillen erscheinen nach Behandlung mit Osmiumsäure leicht punctirt. Sie hängen dicht zusammen, sind bei schwächerer Vergrösserung von flockigem Ansehn und erst bei stärkerer Vergrösserung als Fibrillen erkennbar. Zellen, welche man für Ganglienzellen erklären könnte, habe ich nicht zwischen ihnen eingelagert gefunden. Nur hin und wieder sah ich auf Schnitten einige mässig grosse Kerne. Die gabelförmigen Enden der Stäbchenzellen sitzen auf einer bindegewebigen Lamelle (Fig. 2 *a*, *l*), wo sie die innere Fläche jener »breiten nach innen scharf abgegrenzten Schicht« Greeff's bilden.

Eine Folge dieser Zusammensetzung aus Stabzellen und longitudinalen Fasern ist die leichte Spaltbarkeit des Bandes in der Längsrichtung, so dass Joh. Müller mit Recht von einem »weichen grösstentheils (!) aus Längsfasern bestehenden Blatte« reden konnte, »welches sich ganz so wie die Nerven der Seeigel leicht der Länge nach reissen und spalten lässt«[1]. Mit den Angaben Hoffmann's stimmt meine Darstellung nicht sehr überein. Die auf Querschnitten erscheinende Punctirung als Ausdruck der Längsfaserung könnte die Annahme seiner »feinkörnigen Grundsubstanz« veranlasst haben.

[1]) l. c. pag. 169.

Dann bliebe aber nichts, was ich als seine reichhaltigen Nervenfasern, welche gleich unter dem Plattenepithel zu finden sein sollen, deuten könnte. Umgekehrt bleibt keine Grundsubstanz, wenn ich die Längsfibrillen für Hoffmann's Nervenfasern nehme, welche letzteren ausserdem, im Widerspruch mit meinen Resultaten, »einander in allerlei Richtungen kreuzen sollen«. Die Bilder, welche Hoffmann auf Taf. I, 13, 15 und 16 von Nervenzellen gibt, zeigen die auffallende Thatsache, dass sich diese Zellen mit dem einen Ende oder Ausläufer sämmtlich an eine Art Cuticula, oder was es sein soll, ansetzen (?). Dasselbe gilt von den Fig. 27 u. 28, Tafel II) gegebenen Zeichnungen der Nervenschicht der Saugfüsschen. Die »stäbchenförmigen Fasern«, welche sich »gewöhnlich in radiärer Richtung« finden und deren Bedeutung ihm unbekannt geblieben, möchten meinen Stäbchenzellen entsprechen. Während Hoffmann also diese breite Schicht, welche nach mir wesentlich aus Stäbchenzellen und Längsfasern besteht, als Nerven hingestellt, beschränkt Greeff die Substanz des letzteren Anfangs auf die Auskleidung des Nervencanales und das Septum. Später kommt er von dieser Ansicht in so weit zurück, als er nicht nur die innern Schichten sondern auch den ganzen, bisher als Band bezeichneten Theil der Nervenbahn (es scheint ihm wenigstens wahrscheinlich) aus Nervenfasern und Ganglienzellen bestehen lässt und die äussere Schicht des Saugfüsschens Nervenschicht nennt (vergl. den oben gegebenen Auszug).

Greeff machte zuerst darauf aufmerksam, dass dieses Band nicht nur in die Haut der Saugfüsschen, sondern auch an anderen Theilen in die Körperhaut unmittelbar übergeht. Nach Einsicht in die Richtigkeit dieser Beobachtung konnte es mich nicht Wunder nehmen, jene Stäbchenzellenschicht unmittelbar in das übrige Körperepithel übergehen zu sehen. Ich habe dieses Verhalten sowohl an anderen Körperstellen, als auch namentlich an den Zacken beobachten können, welche Auge und Fühler umgeben. Hierbei muss ich vorausschicken, dass auch der Fühler dieselbe characteristische Stäbchenzellschicht unter der Cuticula zeigt, wie das radiale Band, und diese sieht man sehr schön in die gewöhnliche Epithelschicht der Haut übergehen, wie sie sich auf den genannten Zacken findet. Allmälig, je mehr man sich von den deutlichen Stabzellen des Fühlers entfernt, werden die Stäbe kürzer, der eigentliche Zellleib relativ länger, bis wir das gewöhnliche Epithel vor uns haben. Dabei ist hervorzuheben, dass auch die Faserschicht noch vorhanden ist,

so lange man etwas von den Stäbchen sieht, um erst mit diesen zu verschwinden. Diese Wahrnehmung bewog mich zu wiederholten Malen ein Stück der Rückenhaut von Asteracanthion rubens mit Osmiumsäure zu behandeln und durch Zerzupfung die Epithelzellen zu isoliren. Ich fand ganz ähnliche Elemente, wie HOFFMANN abbildet, (Taf. I. 2) mit der Einschränkung jedoch, dass ich ein Auslaufen der Zellen in mehrere Fäden niemals beobachten konnte. Dagegen zeigten sämmtliche Zellen einen gegabelten Fuss, der sehr häufig erst durch einen kurzen Stab mit dem länglichen Hauptkörper der Zellen in Verbindung stand (Fig. 7, *rep*). Möglich, dass auch meine Objecte ausserdem Elemente enthielten wie die von HOFFMANN abgebildeten. Uns interessirt hier aber vor Allem, dass in reichlicher Menge epitheliale Gebilde vorkommen, welche die so characteristische Gabelung zeigen und sich durch ihren ganzen Habitus nicht sonderlich von den allerdings viel mächtigeren Stäbchenzellen unterscheiden. Auch das characteristische »sich zwischen einander schieben« der Zellleiber fand ich nicht selten. Nach allem kann es daher nicht ungerechtfertigt erscheinen, wenn ich die Stäbchenzellen für eine blosse Modification jenes gewöhnlichen Epithels erkläre, welches nächst der Cuticula die äusserste Hülle des Seesternkörpers bildet, und ich werde sie hinfort mit dem Namen Stäbchenepithel bezeichnen. (Hiermit soll übrigens mehr die Form als die Consistenz der Zellen, welche im frischen Zustande eher weich als spröde sind, angedeutet werden.)

Angesichts dieser Thatsachen kann ich das Band, welches hauptsächlich aus jenen Zellen zusammengesetzt wird, nicht ohne Weiteres für den Nerven nehmen wie HOFFMANN. Aber auch GREEFF kann ich nicht beipflichten, wenn er in seinen späteren Angaben, im Gegensatz zu früheren, dasselbe hauptsächlich aus Nervenfasern und Ganglienzellen zusammengesetzt sein lässt. Von Ganglienzellen kann ich nichts entdecken. Die fibrilläre Zwischensubstanz zwischen dem Stäbchenepithel könnte man vielleicht für Nervenfasern erklären, obgleich ich ohne Weiteres kaum ein Kriterium nennen könnte, welches zu der Annahme zwänge, dass so ziemlich die ganze Bauchseite des Armes zur Hälfte aus Nervenelementen bestände. Die Zeichnung (Fig. 2 *a*) zeigt aber, dass das Band (*b*) ausser den schon erwähnten Theilen noch aus zwei Zellplatten (*p*, *p*) gebildet wird, welche sich durch die Länge des Armes erstrecken und meiner Ansicht nach nervöse Elemente enthalten. Diese Platten sind von dem Epithel mit der fibrillären Zwischensubstanz durch die schon

erwähnte bindegewebige Lamelle *l* getrennt. Ich werde fortan die dorsalwärts von der Lamelle gelegenen Platten als Zellplatten von dem Integumente, bestehend aus der bindegewebigen Lamelle, dem Stäbchenepithel, der fibrillären Zwischensubstanz und der Cuticula, in meiner Nomenclatur trennen. Ehe wir jedoch die schwierige Frage nach dem Nerven etwas weiter zu ventiliren versuchen, wollen wir das Integument bis zum Augenkolben verfolgen, um einige weitere Verhältnisse in den Bereich unserer Beurtheilung zu ziehen. Darauf halte ich es für zweckmässig, noch einige Beobachtungen mitzutheilen, welche ich über das viel deutlicher ausgeprägte Nervensystem der Ophiura texturata gemacht habe; dann wieder zum Seestern zurückzukehren, die noch übrigen histiologischen Details der radialen Nervenbahn zur Sprache zu bringen und mit dem schon Besprochenen zu vergleichen.

IV. Das Auge des Seesterns.

Das Integument der radialen Nervenbahn verdickt sich, wie schon früher erwähnt, an der Spitze des Armes, um den Kolben zu bilden, in welchen die Einzelaugen eingebettet sind (vergl. Fig. 3, *ak*, Auge = *au*). Diese Einzelaugen, von Ehrenberg entdeckt, wurden von Haeckel[1]) für Pigmenttrichter mit kugeligen Linsen erklärt. Jourdain kam zu derselben Ansicht, während Mettenheimer[2]) lichtbrechende Körper leugnete. Genauer sind diese Organe von Greeff und Hoffmann untersucht, deren bezügliche Angaben ich abermals im Auszuge aus den angeführten Schriften zusammenstelle.

Greeff (l. c. I pag. 2 ff.). »Die Oberfläche des Auges ist zunächst mit einer glashellen Cuticula überzogen, auf welche ein zartes Plattenepithel folgt. Beide, Cuticula und Epithel, sind indessen dem Auge des Seesterns nicht eigenthümlich, sondern überziehen auch den Fühler, das Integument der Ambulacralnerven etc. Unter dem Epithel liegt eine verhältnissmässig breite Parenchymschicht, die in scharfer Abgrenzung nach innen zu sich abschliesst, und in welche die eigentlichen Sehorgane eingebettet liegen, nämlich eine nach Alter und Grösse des betreffenden Seesterns wechselnde Anzahl

[1]) Ueber die Augen und Nerven der Seesterne. Von Dr. Ernst Haeckel. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. X.

[2]) Beobachtungen über niedre Seethiere, angestellt in Norderney im Herbst 1859. Von Dr. med. C. Mettenheimer.

von lebhaft roth gefärbten Pigmentkegeln, die mit ihrer Basis nach aussen, mit ihrer Spitze convergirend gegen die mediane Längslinie des Auges gerichtet sind. Die Pigmentkegel oder Trichter sind ausgefüllt mit entsprechenden Krystallkegeln. Dieselben bestehen aus einer glashellen Substanz von scheinbar weicher Consistenz und sind häufig nach aussen hervorgewölbt.« »Die diese Pigmentkegel aufnehmende Parenchymschicht ist nach innen ebenfalls, wie nach aussen, von einem Plattenepithel bekleidet. Nach aussen von diesem innern Epithel liegt zunächst eine Zone kräftiger radiärer Fasern, mit denen sich weiterhin circuläre Fasern kreuzen, auf welche dann wiederum eine Zone von vorwiegend radiären, stäbchenförmigen Fasern folgt, die von Zellen und Körnern von verschiedener Grösse und Färbung durchsetzt sind. Nach innen von dieser Parenchymschicht und dem innern Epithel liegt eine Zone von hyaliner, anscheinend weicher Substanz mit Zellen und circulärer und radiärer Faserung (Nervenschicht).«

Nun folgt Greeff's Augenhöhle. (Siehe früher) l. c. II. pag. 101: »Die Pigmenttrichter sind von einer weichen, glashellen Substanz erfüllt, die bei Druck nach aussen hervorquillt. Im frischen Zustande und bei schwacher Vergrösserung nehmen sich diese Körper, die übrigens mit den sie umhüllenden Pigmenttrichtern innig verwachsen sind, so dass man sie schwer und nur unvollständig zu isoliren vermag, durchaus wie die Krystallkegel der Arthropoden aus. An feinen durch das ganze Auge geführten Schnitten aber von erhärteten Präparaten erscheint die Substanz nicht homogen, sondern aus vielen kleinen kernartigen Körperchen, die schichtenweise übereinanderliegen, zusammengesetzt. Mitten durch den ganzen Kegel aber geht eine Längsaxe (Canal oder Faden). Hiernach würden die fraglichen Gebilde vielleicht eher den von M. Schultze beschriebenen Sehstäbchen als den Krystallkegeln der Arthropoden entsprechen.«

»Die diese Stäbe einfassenden Pigmenttrichter sind nun nicht gegen das gemeinschaftliche Parenchym des Auges, in dem sie eingebettet liegen, abgegrenzt, sondern senden von ihrem äusseren Umfange zahlreiche einfache und sich verästelnde, zuweilen varicöse Anschwellungen bildende Ausläufer, in denen die feinen rothen Körperchen perlschnurartig aufgereiht sind. Verfolgt man diese Fäden weiter, so sieht man oft, wie das Pigment sich allmälig in ihnen verliert und durchaus farblose Fäden daraus hervorgehen, die in ihrem ganzen Verhalten Nervenfasern entsprechen. Auch bemerkt

man eben solche durchweg pigmentlose Fäden direct an und scheinbar in die Pigmenttrichter treten. Es scheint somit in der beschriebenen Weise eine Verbindung der Nervenelemente des Augenparenchyms mit den Pigmenttrichtern hergestellt zu werden. Das ganze Augenparenchym scheint überhaupt ungemein reich an Nervenelementen zu sein, ja zum grössten Theil daraus zu bestehen.«

Die Oberfläche des Augenkolbens ist nach Hoffmann (l. c. pag. 10) »mit einer glashellen structurlosen Cuticula überzogen, auf welche wie bei den Nervenstämmen ein zartes Plattenepithel folgt, dessen 0,005 Mm. grossen polygonalen Zellen einen 0,002 Mm. grossen Kern enthalten. Unter dem Epithel liegt eine nach innen scharf begrenzte, ziemlich breite Parenchymschicht, in welcher die eigentlichen Sehorgane eingebettet liegen. Diese bestehen aus einer nach Alter und Grösse wechselnden Zahl von hellroth gefärbten Pigmentkegeln, in Abständen, die ihrem eigenen Durchmesser gleich sind, und mit ihrer Basis nach aussen, mit ihrer Spitze gegen die mediane Längslinie des Auges gerichtet.« »Die Pigmentkegel oder Pigmenttrichter sind von einer weichen glashellen Substanz erfüllt, welche beim Druck gewöhnlich nach aussen hervorquillt und welche durch Haeckel als eine kuglige Linse beschrieben worden ist.« »Das Pigment ist in Zellen abgelagert, deren Grösse und Form sehr wechselt, je nachdem dieselben mehr dem Centrum oder der Seitenfläche des Kegels zugekehrt sind. Die centralwärts gelegenen haben eine unregelmässige polygonale oder rundliche Form, die lateralwärts gelegenen eine mehr cylindrische Gestalt. In den meisten ist ein Kern sehr deutlich zu sehen. Von dem äussern Ende sendet jede Zelle einen langen einfachen oder sich verästelnden Fortsatz ab, der zuweilen wie die Nervenfasern sehr schöne Varicositäten zeigt und in denen die feinen rothen Pigmentkörnchen perlschnurartig aufgereiht sind. Andere dagegen senden nur pigmentlose Fäden ab. Die Structur der scheinbar homogenen, weichen glashellen, im Centrum der Pigmentkegel gelegenen Substanz ist im frischen Zustande äusserst schwierig zu untersuchen und hat mich zu keinem befriedigenden Resultate geführt. Nach Behandlung in Osmiumsäure erscheint aber diese Substanz nicht homogen, sondern aus kleinen kernhaltigen Körperchen zusammengesetzt, die schichtenweis übereinanderliegen.« »Die in der nächsten Umgebung der weichen Innenmasse gelegenen Pigmentzellen zeigen nur eine Spur des rothen Pigments, so dass der Uebergang zwischen den Pigmentzellen und den im Innern des Pigmentkegels gelegenen äusserst

zarten, pigmentlosen Zellen ein allmäliger zu sein scheint.« »Es sieht also gerade so aus, als ob die pigmentirten Zellen des Kegels allmälig in weniger pigmentirte und endlich in vollkommen pigmentlose übergehen. Die letzteren bilden dann die innere weiche Masse des Auges.« »Der Raum, welcher zwischen den Pigmentkegeln übrig bleibt, besteht aus Nervensubstanz, welche dieselbe histiologische Structur zeigt als die der Nervenblätter, mit dem Unterschiede jedoch, dass wie in dem Fühler die stäbchenförmigen Fasern fehlen.« —

Zuvörderst muss ich auch beim Augenkolben wie bei der radialen Nervenbahn und beim Fühler ein auf die Cuticula folgendes Plattenepithel in Abrede stellen. Greeff spricht von Zonen radiärer Fasern, welche das Augenparenchym durchziehen. Eine radiäre Streifung ist vorhanden und man mag, besonders an gefärbten Schnitten, auch zwei Zonen derselben unterscheiden, nämlich eine lebhafter gefärbte äussere und eine minder gefärbte innere. In Wahrheit existirt aber nur eine das ganze sogenannte Parenchym umfassende Zone von ausserordentlich langgestreckten nach innen wieder in Stäbe endenden Zellen, deren protoplasmatischer äusserer Theil sich ganz besonders färbt (vergl. Fig. 8 die Fortsetzung von *ep*). Im innern Abschnitt bemerkt man auf verticalen Längsschnitten (Fig. 8) jene von Greeff angegebenen circulären Fasern (Fig. 8, *fb*), auf Querschnitten eine feine Punctirung, genau wie früher beim Integument der radialen Nervenbahn geschildert worden. In der That geht ja auch dieser Theil des Augenkolbens, das Integument desselben, unmittelbar in das Integument der radialen Nervenbahn über (Fig. 3 u. Fig. 8). Jenes ist nur eine Anschwellung des letzteren und ich behaupte, dass im Grossen und Ganzen die Verhältnisse dort eben so sind wie hier. Der Hauptsache nach nämlich besteht das Integument des Augenkolbens nicht aus Nervensubstanz (Greeff, Hoffmann), sondern aus langgestreckten Zellen, ganz ähnlich denen im Integument der radialen Nervenbahn, welche nach innen in ein gegabeltes Stäbchen oder wenigstens eine Gabel endigen, nach aussen mit ihren Köpfen an die Cuticula stossen (Fig. 8). Dabei ist hier ebenso wenig als bei der radialen Nervenbahn ausgeschlossen, dass Nervenelemente zwischen und an diese Zellen hinantreten, sondern vielmehr wahrscheinlich, da das Integument des Augenkolbens auf einer Ganglienmasse (Fig. 8, *gl*) ruht und Sinnesorganen zum Bette dient.

Im Besonderen unterscheiden sich diese grossen Epithelzellen

mannigfach von den früher geschilderten. Die Gabelung des innern Endes ist häufig nicht so ausgebildet sondern durch eine kleine ausgehöhlte oder krallenförmige Anschwellung vertreten. Die bedeutende Länge der Zellen fällt auf, welche dem Durchmesser des Integumentes entspricht. Die eigentlichen Zellleiber sind umfangreicher und gilt das, was früher über das »sich zwischen einander schieben« der Köpfe gesagt worden, in hervorragendem Maasse. Aus dem Anfange des Augenkolbens isolirte ich einige vollkommen keulige Pigmentzellen mit gegabeltem Ende. Hin und wieder sind sackartige Gebilde mit Pigmentkörnern eingelagert. Die Zellen des Fühlers stehen dem Typus derer aus dem Integument der radialen Nervenbahn durch ihre grössere Einförmigkeit bedeutend näher; denn wenn in der radialen Nervenbahn eine grosse Einförmigkeit derselben vorherrscht, so ist für den Augenkolben eine bedeutendere Mannigfaltigkeit der Stäbchenzellen characteristisch. Zwischen dem Integumente des Augenkolbens und demjenigen des Fühlers findet ebenfalls ein unmittelbarer Uebergang statt. Zu allem kommen im Augenkolben dann noch die in das Integument eingebetteten Pigmenttrichter, auf deren Structur ich jetzt näher eingehe.

Es ist wohl unmöglich durch Zerzupfen eines mit Osmiumsäure behandelten Augenkolbens (geschweige eines frischen) ein vollständig unversehrtes Einzelauge mit Allem, was daran hängt, zu isoliren. Besonders die Fortsätze der Pigmenttrichter, welche von Greeff und Hoffmann geschildert werden, leiden am meisten bei der Zerzupfung und sind am schwersten zu verfolgen. Nach langem Suchen brachte mich die Isolation einiger unversehrter Zellen aus dem Pigmenttrichter, wie ich glaube, auf die richtige Spur. Die Zellen (Fig. 9, *b*) bestehen aus einem langgestreckten Körper mit Kern, welcher nach innen in einen stäbchenförmigen Theil mit Gabel, nach aussen in einen rothes Pigment enthaltenden Kopf endigen. Auf diesem Kopfe sitzt ein (bisweilen zwei) heller stark lichtbrechender Körper in Gestalt eines kleinen Stabes. Figur 10 stellt in *a* ein isolirtes Einzelauge dar, welches durch Zerzupfung und Druck an einer Seite aufgerissen ist und einen Einblick in's Innere gewährt. Dieses Innere ist, wie sich durch Längsschnitte zeigen lässt (Fig. 8, *au*,) ein regelmässiger Hohlkegel, dessen Wandung von Pigment gebildet wird. Auf der Wandung sitzen die oben erwähnten lichten Stäbchen auf und ragen gegen die Axe des Hohlkegels vor (Fig. 10, *a* u. *b*, Fig. 8, *au*,, *au*,, im Querschnitt). Die Pigmentwandung wird durch die Köpfe der oben dargestellten Zellen gebildet; nach

aussen sieht man die nicht oder nur zum Theil pigmentirten zugehörigen Zellleiber mit Kernen. Das Pigment geht sehr häufig bei der Präparation zum Theil verloren, ist aber in manchen Zellen ziemlich weit hinunter zu verfolgen (Greeff's und Hoffmann's Ausläufer mit perlschnurartig aufgereihten Pigmentkörnern). Der unterste Theil der Zellen ist meistens abgerissen, und nur in wenigen Fällen gelang es mir, Zellen von der oben beschriebenen Vollständigkeit zu finden. In grosser Zahl aber habe ich die oberen dickeren Theile der Zellen mit Pigmentkopf und Stäbchen isolirt (Fig. 9, *c*). Dass der Hohlkegel wirklich aus zusammentretenden langen Zellen gebildet wird, die sich seitlich und nach unten biegen, ist auch auf Schnitten sehr gut ersichtlich (vergl. Fig. 8, *au*,). Durch den Alkohol wird das Pigment ausgezogen und der früher pigmenthaltige Theil der Zellen nimmt keine Färbung an. In Folge dessen sieht man eine Reihe oben lichter und wohlbegrenzter Zellen auf den Hohlkegel zustreben. Wenn ich somit nicht beweisen kann, dass alle das Auge bildenden Zellen in der angegebenen Weise nach unten endigen (auf Schnitten kann man nicht genau erkennen, ob die seitlich vom Auge und unter demselben befindlichen Stäbchen zu diesen Zellen gehören), so möchte es zum Mindesten wahrscheinlich erscheinen. Auf jeden Fall besteht das Auge aus langgestreckten Zellen, deren Köpfe so zusammentreten, dass sie einen Hohlkegel begrenzen. Die von mir isolirten vollständigen Zellen weisen darauf hin, dieselben als eine fernere Modification des Stäbchenepithels und in letzter Instanz des gewöhnlichen Epithels aufzufassen.

Das Auge des Seesterns erscheint somit, abgesehen von etwa hinzutretenden Nervenelementen, als rein epitheliales Gebilde, als eine kegelförmige Einstülpung der Haut. Die Sehstäbchen, welche sich leicht in der Längsrichtung spalten, kann man vielleicht zu den Cuticularbildungen rechnen. Ein solches Verhalten darf uns nicht überraschen. »Bei den Wirbellosen ist die Entwickelung des Auges weit einfacher; sie folgt dem Typus des Gehör- und Geruchsorganes der Wirbelthiere. Dies Verhalten konnte schon aus der Analyse des Sepienauges geschlossen werden, trat aber beim Nautilus mit grosser Evidenz hervor, da hier das Auge nicht viel mehr ist, wie ein isolirter ausgehöhlter Hautwulst, welcher mit Epithel, theils Pigment- theils Retinazellen ausgekleidet ist. Für die Arthropoden hat Weismann nachgewiesen, dass die Augenelemente sich aus der Hypodermis entwickeln. Bei den Schnecken liess sich

die Einstülpung noch nicht nachweisen, aber es tritt gerade bei den Heteropoden sehr deutlich hervor, wie die typischen Elemente des Auges Epithelien sind, natürlich neben Nerven. Bei den Echinodermen endlich liegen ja die Augen an der Oberfläche selbst«[1].

Ich habe noch hinzuzufügen, dass die auf den Pigmentzellen sitzenden Stäbchen den kegelförmigen Binnenraum des Auges nicht vollkommen ausfüllen, also nicht vollständig bis an die Axe des Kegels reichen. Dies wird besonders klar an Schnitten durch Augen, welche leicht mit Osmiumsäure und Alkohol behandelt worden. Bei längerer Härtung in Alkohol tritt Schrumpfung ein, und man glaubt einen die Axe bildenden Faden wahrzunehmen (GREEFF's »Canal oder Faden«). Ob die in der angegebenen Weise übrig bleibende Höhlung des Auges mit einem besonders gearteten Liquidum erfüllt ist oder nicht, konnte ich nicht ausmachen. Dieselbe wird nicht durch die Cuticula geschlossen, sondern durch ein unter dieser befindliches Gebilde, bestehend aus langen Stabzellen, welche an ihrem Kopfe durchsichtige plattenartige Fortsätze tragen (Fig. 10, *c*. Die Fortsätze schieben sich wahrscheinlich von allen Seiten zwischen Cuticula und Basis des Hohlkegels, welchen sie solchergestalt schliessen. Ich glaube, dass dieses Gebilde, welches mir öfter plancovex erschien, als Linse von HAECKEL und Anderen in Anspruch genommen worden ist. Blickt man auf ein unverletztes Auge, so sieht man meistens nur einen hellen Punct im Pigment der Kegel, und nach einem Präparate schien es mir, als ob sich das Pigment auch auf die Unterseite des eben beschriebenen Gebildes fortsetze. Vielleicht ist dem Lichte nur durch eine kleine Oeffnung der Eingang in den Trichter gestattet.

Im Anschlusse an diese Darstellung habe ich hier noch eine beiläufige Beobachtung mitzutheilen. Da wo das Integument an der Spitze des Armes anschwillt, um alsbald das Bett für die Einzelaugen zu bilden, oder schon mehr oder weniger in den Augenkolben hineingerückt, habe ich auf Schnitten zwischen den Epithelzellen auffallend häufig eine Blase gefunden, welche von einer lichten, scharf begrenzten Membran gebildet wird. Figur 8, *o* zeigt dieselbe, wie sie sich auf einem Präparate besonders klar darstellte. Dieselbe ist theils leer, theils von runden (zelligen?

[1] V. HENSEN. Ueber das Auge einiger Cephalopoden. (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie XV. Bd.) pag. 73.

Körpern erfüllt, die einen körnigen Inhalt zeigen. Besonders zu beachten ist, wie die Stäbchenzellen sich rings an die Blase mit ihren Köpfen ansetzen und hier an der einen Seite sich schräg nach unten biegen. Wäre mir die Blase regelmässig in dieser Ausbildung und an derselben Stelle erschienen, so würde ich nicht anstehen, eine Beziehung derselben zu Sinnesfunctionen (Gehör?) für höchst wahrscheinlich zu halten. Ich habe die Blase aber wenn auch oft, so doch nicht immer gefunden. Weiter muss ich hinzufügen, dass manche der Schnitte die Blase vollkommen erfüllt mit jenen körnigen Körpern zeigten, und einmal anstatt der gedrungenen Blase sich ein Canal fand, welcher sich eine längere Strecke in das Integument der radialen Nervenbahn hinein verfolgen liess. Nie vermisste ich dagegen die scharfe Begrenzung durch eine lichte Membran. Meine Data beziehen sich nur auf Schnitte durch in Alkohol gehärtete Theile. Durch Zerzupfen ist es mir nicht gelungen, die Blase zu finden. So muss es denn ferneren Untersuchungen vorbehalten bleiben, festzustellen, ob das in Frage stehende Gebilde vielleicht nur ein pathologisches ist, oder mit bestimmten normalen Functionen in Beziehung gebracht werden muss.

Die Stäbchenzellen des Fühlers sind, wie angegeben, ganz ähnlich wie die der radialen Nervenbahn gebildet. Es ist wahrscheinlich, dass durch diese besonders ausgebildeten Epithelzellen die besondere Empfindlichkeit vermittelt wird, welche jenem Organe eigen ist. Darauf möchten auch Zellen wie die in Fig. 7, *a* dargestellte hinweisen. Experimentell kann man sich überzeugen, dass die ganze Bauchseite des Thieres, insonderheit das Integument der Nervenbahn, mit einer hervorragenden Empfindlichkeit begabt ist. Vielleicht fungiren auch hier die Stabzellen als Organe, welche, mit Nerven in Verbindung stehend, diese Sensibilität vermitteln. Wir hätten dann vom Epithele der Nervenbahn durch Fühler und Auge den vollkommensten Uebergang von den einfachsten zu complicirteren Apparaten.

V. Der radiale Nerv und das radiale Bauchgefäss der Ophiura texturata (Forbes).

Als ich zur weiteren Vergleichung die Ophiuren in den Bereich meiner Untersuchung zog, bot sich mir als besonders günstiges Object die Ophiura texturata (Forbes) der Nordsee, welche, in gutem Spiritus aufbewahrt, wenn auch nicht frische Exemplare ersetzte,

so doch eine leidlich klare Einsicht in die histiologischen Verhältnisse erlaubte.

Bei den Ophiuren sind die halben Wirbelstücke, welche im Arme der Asterien beweglich mit einander verbunden sind, zu soliden Wirbeln verschmolzen, welche in der Längsrichtung des Armes durch Gelenke mit einander in Verbindung stehen. In einer Rinne an der Ventralseite dieser Wirbelcolumne liegt der Ambulacralcanal (Fig. 11, *a*). Gedeckt nach unten und aussen wird diese Rinne erstens durch ein breites Längsband (*b*) und ferner durch die den Ophiuren eigenen Bauchschilder (*bs*). Das Längsband sendet in einer queren Rinne an der Unterseite der Wirbel Seitenzweige zu den Saugfüsschen. Es wird als breiter bandartiger mit Anschwellungen versehener radialer Nerv der Ophiuren beschrieben. Genaue histiologische Angaben über dasselbe sind mir nicht bekannt.

Um die Natur dieses Bandes zu prüfen, entfernte ich von einem Armstücke Bauch- und Seitenschilder, präparirte grössere Stücke des Bandes heraus und untersuchte dorsale und ventrale Seite desselben unter dem Mikroskope. Die ventrale Seite zeigte nichts Auffallendes. Das Band schien wesentlich aus Längsfasern mit Epithelbelag zu bestehen. Anders die dorsale dem Ambulacralcanal zugekehrte Seite. Auf dem Bande in der Mittellinie verläuft hier ein circumscriptes Gefäss, welches da, wo es in regelmässigen Intervallen nach rechts und links Seitenzweige abgibt, Anschwellungen zeigt. Neben diesem Gefässe (vergl. Fig. 12, *gf*) liegt ebenfalls in bestimmten Intervallen rechts und links ein wohlabgegrenzter Complex von auffallend grossen, durch ihren ganzen Habitus sich sofort als Ganglienkugeln documentirenden Zellen. Körniger Inhalt mit grossem excentrischen Kern und Kernkörperchen, runde oder birnförmige Gestalt und Fortsätze, in welche sich der Leib auszieht, zeichnen dieselben aus (Fig. 13, *a*). Die Ganglienknoten sind oval oder spindelförmig und stehen unterhalb des Gefässes durch eine dünne (bindegewebige oder nervöse?) Schicht mit einander in Verbindung. Nach vorn und hinten ziehen sie sich in einen wohlbegrenzten Nervenstrang aus, durch welchen sie mit den nächsten Knotenpaaren in Verbindung treten (Fig. 12, *lc*). Dabei ist zu beachten, dass die Ganglienknoten nicht mit den Knotenpuncten des Gefässes — zugleich den Knotenpuncten des ganzen Bandes — zusammenfallen, sondern dieselben nur mit ihrem einen Ende berühren, so dass die Zweige des Gefässes bereits den Anfang der Nerven kreuzen, und zwar in den meisten Fällen durchsetzen (Fig. 12).

Immerhin gehen von den Ganglienknoten kleinere Faserbündel mit den Gefässzweigen und auf den Zweigen des Bandes zu den Saugfüsschen. Die stärksten Zweige des Nervensystems aber streben von den äusseren und oberen Seiten der Ganglien nach oben zu den starken Längsmuskeln, welche sich zwischen den Wirbeln ausspannen (Fig. 12, *mu* und Fig. 15, *mu*). Da wo diese Muskelnerven aus den Ganglien austreten, zieht sich eine bogenförmige Quercommissur über das Gefäss hinüber von einem Knoten zum andern. Nicht selten habe ich eine zweite Commissur zu Gesicht bekommen, wie die Figur 12, *q* zeigt. Wie viel von diesen Commissuren Nervenfaser, wie viel Bindegewebe sei, vermag ich nicht zu entscheiden. Der weitere Verlauf der Muskelnerven wird dadurch sehr merkwürdig, dass dieselben, um zu ihrem Bestimmungsorte zu gelangen, den Körper des Wirbels, in ähnlicher Weise wie die Zweige des Ambulacralgefässes, durchsetzen. Wie diese treten sie in eigene Canäle ein, welche ihren Anfang seitlich in der Ambulacralfurche nehmen. Auf Schnitten eröffnete ich wiederholt solche Canäle und konnte darin den Nerven liegen sehen. Die Anfänge dieser Canäle finden sich nicht weit von den Oeffnungen der zu den Saugfüsschen führenden Canäle und zwar dem Discus näher, was schon von Joh. Müller angegeben worden. Er sagt (Ophiolepis ciliata): »Die Seite der Rinne enthält noch eine kleinere Oeffnung für ein Knochencanälchen, welches auf dem adoralen Muskelfelde des Wirbels ausmündet und wahrscheinlich für einen Nervenzweig zu den Zwischenwirbelmuskeln bestimmt ist«[1].

Hinsichtlich der histiologischen Beschaffenheit des Nerven konnte ich an den Muskelnerven ein deutliches Neurilemm unterscheiden. Dasselbe umschliesst ein Bündel scharf contourirter starker an der Seite hin und wieder mit Kernen besetzter Fasern, zwischen denen sich eine körnige Masse eingelagert findet (Fig. 13, *b*).

Die Nerven, sowohl Commissuren als Muskel- und Füsschennerven, sind ganz platte Bänder, viel breiter als dick.

Das genannte Gefäss, welches auf dem Bande in der Mittellinie ruht, ist dickwandig und an den Knotenpuncten fast viereckig ausgezogen. Auffallend bauchige Anschwellungen desselben, welche ich in der Nähe des Discus zu beobachten Gelegenheit hatte (Fig. 14 *b*, *h*), lassen auf muskulöse Beschaffenheit und Pulsationsfähigkeit schliessen.

---

[1] l. c. pag. 217. Fig. 9.

Am meisten Schwierigkeiten haben mir die Nerven-Längscommissuren zwischen den Ganglienpaaren gemacht. Eine Flächenansicht der Nerven konnte ich nur auf die oben angegebene Weise oder vermittelst dicker mit dem Scalpell geführten Horizontalschnitte erhalten. Bei der dazu erforderlichen Manipulation rissen fast immer die Längscommissuren, so dass ich dieselben von den Ganglienknoten aus nur eine Strecke weit, nicht ganz bis zum nächsten Paare verfolgen konnte. Weiterhin war der Nerv dislocirt, entweder abgerissen, oder durchgerissen und zur Seite gebogen, so dass das Bild eines seitwärts sich abzweigenden Nerven entstehen konnte. Dass diesem Bilde ein entsprechendes Verhalten der Nerven wirklich zu Grunde liege, ist mir aber nicht wahrscheinlich, erstens, weil immer einige Fasern die Verbindung zwischen den Knotenpaaren herstellten. Zweitens liess sich die Commissur von beiden Seiten bald mehr bald weniger weit verfolgen. Die Dislocation ist keine immer gleiche, derart, dass es keine Stelle zwischen den Knoten gibt, bis zu welcher ich seiner Zeit nicht irgend einmal die Commissur intact hätte verfolgen können. In einem Falle war der zerstörte Theil auf ein Minimum beschränkt und fand sich in geringer Entfernung von einem der in Frage stehenden Knoten; in einem andern sah man mitten zwischen zwei Knoten ein Stück der Commissur erhalten. Ebenso musste ich auf Grund von Quer- und Längsschnitten durch mit Chromsäure entkalkte Armstücke zu Gunsten der Commissuren urtheilen. Nach allem schliesse ich daher, dass die Längscommissuren wirklich als solche vorhanden sind.

Die Frage nach der Natur des Bandes, auf welchem alle diese Theile lagern, und seinem Verhältniss zu den eben geschilderten Elementen des Nervensystems musste mich natürlich demnächst beschäftigen. Die Zerzupfung ergab nur das Wenige, dass besagtes Band hauptsächlich aus Längsfasern mit kleinen zelligen Elementen besteht. Die Längsfasern unterscheiden sich dem ganzen Ansehen nach deutlich von den characteristischen Nervenfasern. Ich nahm darauf zu Querschnitten meine Zuflucht. Da die Chromsäurebehandlung der schon in Alkohol gefärbten Theile keine scharfen Bilder lieferte, hielt das Schneiden der nicht entkalkten Stücke ziemlich schwer. Dennoch erhielt ich eine Reihe gefärbter und scharfer Schnitte, auf Grund welcher ich Folgendes mittheile. Zwischen den oben geschilderten Elementen des Nervensystems und dem Bande ist immer eine scharf abgesetzte Grenze vorhanden, welche sich mir öfter als eine hyaline Lamelle

darstellte (vergl. Fig. 14 *a* und Fig. 15). Die Fasern des Bandes nehmen weder beim Abgange des Muskelnerven noch der Längscommissuren an der Bildung dieser Nerven Theil. Ein durch einen Zweig des Bandes geführter Schnitt zeigt auch hier eine scharfe Grenze zwischen Band und der darauf liegenden Fasermasse. Die Zweige des Bandes selbst gehen unmittelbar in das Integument der Saugfüsschen über.

Ueber die feinere Structur des Bandes lässt sich auf Grund meiner Schnitte nur Folgendes aussagen. Man kann drei Theile unterscheiden: zunächst unter der Nervenmasse eine breite sich anders als diese färbende hauptsächlich aus Längsfasern bestehende Schicht (Fig. 14 *a*, 1); darunter eine sich ziemlich deutlich von dieser scheidende und wieder anders färbende schmälere (2), die Zellen enthält und sich an Chromsäureschnitten epithelartig von jener abhebt; endlich eine ganz schmale oft wie eine Cuticula sich ausnehmende (3) (vergl. Fig. 14 *a*, 1, 2, 3). Das alles sieht nicht besonders nach Nerv aus. Kommt hinzu, dass, wie oben geschildert, die ovalen Ganglienknoten in die erwähnten Längscommissuren auslaufen und sammt diesen, den Quercommissuren und Zweigen ein geschlossenes Nervensystem zu bilden scheinen, das auffallend an dasjenige der Anneliden unter den Würmern erinnert, und dessen Hauptknotenpuncte nicht mit den Knotenpuncten des Bandes zusammenfallen, so wird man versucht, dem ganzen Bande geradezu die bisher zugeschriebene nervöse Natur abzusprechen. Im anderen Falle müsste sich doch ein mehr oder weniger unmittelbarer Zusammenhang der Fasermasse des Bandes mit den Ganglienzellen auffinden lassen; aber gerade hier ist die Grenze sehr scharf. Das Band ist (besonders in der Nähe des Discus) hin und wieder fast frei suspendirt, und dann greifen die Ganglienmassen mehr oder weniger seitlich um dasselbe herum; aber auch hier lässt sich eine scharfe Grenze zwischen jenem und diesen auf Schnitten demonstriren. Zwischen je zwei Ganglienpaaren findet sich auf jeder Seite des Gefässes — wie sehr auch die Längscommissur dislocirt sei — regelmässig ein schmales Bündel starker mit Kernen besetzter Längsfasern, welche sich (in Alkohol gehärtet) durch besondere Elasticität auszeichnen und so von den feineren, als Nervenfasern beschriebenen Fasern abstechen. An denselben bleiben bei Zerreissung der Commissur häufig Stücke der letzteren sowie manchmal fast die ganze Ganglienmasse hängen, wenn diese durch Zerreissung des Bandes sich von demselben abgehoben hat. Die Ganglienknoten

werden nämlich von den Fasern durchsetzt. Man kann hier, wo zur Seite des Gefässes auch Längsbündel der feineren unzweifelhaft nervösen Fasern die Ganglienknoten umsäumen, jene stärkeren Fasern deutlich von den feineren unterscheiden.

Leider ist es mir nicht gelungen, alle diese Verhältnisse bis zur ringförmigen Commissur im Discus zu verfolgen, wenngleich ich bis ganz in die Nähe derselben mit meinen Schnitten vorgedrungen bin. Im entscheidenden Momente fielen die Schnitte auseinander. Soweit ich aber gekommen, immer fand ich dieselben geschilderten Verhältnisse.

Von anderen Ophiuren untersuchte ich Ophiura albida (Forbes der Ostsee und Ophioscolex glacialis (Müll. Trosch.) der Nordsee, aber mit geringem Erfolg. Erwähnen will ich jedoch, dass bei Ophioscolex der auf dem Band liegende Gefässstrang zwischen je zwei Knotenpuncten durch eine Mittellinie in zwei Theile getheilt erscheint, ohne dass ich constatiren konnte, ob wirklich das Gefäss in zwei neben einander verlaufende Zweige getrennt ist. Die auf dem Bande liegende Faser- und Zellenschicht, für die ich eine ähnliche Anordnung wie bei der Ophiura texturata beobachten konnte, ist hier im Verhältniss zur Dicke des Bandes sehr gering, so dass die erhaltenen Bilder meine oben dargelegte Abgrenzung des Nervensystems weniger stützen als die Präparate von Ophiura texturata. Kleinheit und mangelhafte Erhaltung der Exemplare machten einen klareren Einblick in die fraglichen Verhältnisse unmöglich.

VI. Histiologie der radialen Nervenbahn des Seesterns.

B.

Wir kehren jetzt noch einmal zur Betrachtung der radialen Nervenbahn des Seesterns zurück. Von aussen nach innen gehend habe ich bisher an dem Bande unterschieden: Wimpern, Cuticula, Stäbchenepithel mit fibrillärer Zwischensubstanz und eine bindegewebige Lamelle. Alle genannten Theile des Bandes wurden als Integument zusammengefasst. Die Lamelle (Fig. 2*a*. *l*) fehlt nirgends. Auf ihr sitzt das Epithel (Fig. 2*a*, *ep*). Es glückten mir Zerzupfungspräparate von mit Osmiumsäure behandelten Theilen, welche Stücke dieser Lamelle isolirt enthielten. An solchen Objecten sieht man nicht selten die Stäbchen gleich einem Walde von Nadeln aus dem Bindegewebe hervorragen. Auf die Lücken zwischen dieser bindegewebigen Lamelle und den Köpfchen des Epithels sind die feinen

Fibrillen beschränkt. Die Lamelle besteht aus welligem, zum Theil aus verfilzten Fasern gebildetem Bindegewebe. Auf der dorsalen Seite finden sich in reichlicher Zahl starke breite Fasern eingebettet, welche hier und da einen seitlich befestigten Kern tragen (Fig. 16, *c*, 1). Zum Theil sind diese Fasern Fortsätze grösserer Zellen und verzweigen sich in diesem Falle nicht selten dendritisch (Fig. 16, *c*, 2). Dieselben sind in der Längsrichtung des Armes angeordnet, kreuzen sich aber häufig unregelmässig unter spitzen Winkeln.

Auf der Lamelle endlich sieht man auf Querschnitten rechts und links in das Lumen (*c*) der beiden Nervenlängscanäle hineingewölbt je eine planconvexe Platte (*p* Figur 2 *a*), welche von Zellen gebildet wird. Es sind dies die schon genannten Zellplatten. Die zunächst an das Lumen der Canäle angrenzende Lage der sie zusammensetzenden Elemente besteht meistens aus länglichen an beiden Enden zugespitzten, häufig in zwei derbe stielartige Fortsätze ausgezogenen Zellen, die sich prosenchymatich zwischen einander schieben (Fig. 16, *a*) und so eine zusammenhängende Schicht bilden. Ihr längster Durchmesser fällt gewöhnlich nicht in die Längsrichtung des Armes. Aus dem Innern der Platten aber, besonders der dicken Mitte derselben, isolirte ich in reichlicher Menge Zellen von der folgenden characteristischen Beschaffenheit. Die Zellen sind kuglig oder birnförmig von nicht sehr hervorstehender Grösse, enthalten einen deutlichen Kern mit Kernkörperchen und haben einen oder mehrere Fortsätze in Gestalt von längeren feinen Fasern, welche eine Menge kleiner Anschwellungen zeigen (Fig. 16, *b*). Auch diese Zellen liegen dicht gedrängt. Die Ausläufer bilden unter ihnen eine besondere Faserlage, welche also auf der bindegewebigen Lamelle ruht. Diese Fasern unterscheiden sich von den Fibrillen zwischen dem Epithel hauptsächlich durch bedeutendere Stärke. Es sind dies, von aussen nach innen gerechnet, die ersten Zellen, welche in ihrem besonderen Verhalten an Ganglienzellen erinnern. Der Querdurchmesser der Platten und somit das in der Zeichnung angegebene Verhältniss derselben zur Dicke des Bandes ist übrigens nicht immer derselbe. In den mittleren Theilen des Armes, aus welchen der gezeichnete Schnitt stammt, ist die Dicke der Platten am bedeutendsten; sie scheint aber auch sonst in regelmässigen Abständen zu variiren.

Die Blätter des Septums bestehen aus Längsfasern und einem Balkenwerke sich kreuzender platter Faserbündel, zwischen welche Zellen eingelagert sind. Ein dem Lumen der Canäle zugekehrter Zellbelag ist mit Wimpern versehen.

Verfolgen wir jetzt die radiale Nervenbahn bis zum Augenkolben. Das Integument des Augenkolbens ist, wie früher gezeigt worden, die directe Fortsetzung des Integuments der radialen Nervenbahn und enthält im Grossen und Ganzen ähnliche Gebilde wie dieses. Die Basis der langen Zellen (Fig. 8, sitzt auch hier einer Membran auf, welche sich jedoch durch grosse Feinheit auszeichnet. Diese Membran ist ohne Zweifel die Fortsetzung der oben besprochenen bindegewebigen Lamelle. Dorsalwärts von dieser Lamelle findet sich, den ganzen Raum bis zur angrenzenden Höhlung des Ambulacralgefässendes (Fig. 8, *c*. Fig. 3, *c*) ausfüllend, eine Zellenmasse, welcher ich schon früher den Character eines terminalen Ganglienknotens vindicirte (Fig. 8, *gl*, Fig. 3, *gl*). Es ist diejenige Masse, welche Greeff in seiner ersten Mittheilung »als Zone hyaliner, anscheinend weicher Substanz mit Zellen und circulärer und radiärer Faserung« characterisirt und in Parenthese als Nervenschicht bezeichnet. Dabei muss ich allerdings sein »inneres Epithel«, welches sich zwischen der äusseren Parenchymschicht und der inneren Nervenschicht finden soll, streichen. Besonders verticale mit Picrocarmin gefärbte Längsschnitte geben im günstigen Falle näheren Aufschluss. Die Zellen liegen dicht gedrängt, enthalten Kern und Kernkörperchen in verschiedener Zahl und zeichnen sich vor Bindegewebszellen durch ihre relative Grösse und die Richtung ihrer Fortsätze aus. Die ganze Zellenmasse strebt gleichsam, wie Figur 8 zeigt, dem Integument zu, in welchem die Sinnesorgane eingebettet liegen. Ein directer Beweis für ihre nervöse Natur lässt sich natürlich nicht führen. Da es aber überhaupt für die ganzen Verhältnisse der Anordnung der nervösen Elemente unseres Thieres bisher fast vollständig an Analogien zu fehlen scheint, so kann auch von jener apodictischen Gewissheit keine Rede sein, mit welcher ich die Ganglienknoten der Ophiura texturata auf Grund ihres ganzen Habitus sofort für solche erklären konnte. Sind die in Frage stehenden Zellen keine Ganglienzellen, so müsste man sie entweder für Bindegewebs- oder eingeschwemmte Blutkörperchen erklären. Aber von diesen wie von jenen lassen sie sich unschwer unterscheiden, und sowohl der ganze Habitus der Zellenmasse, als der Umstand, dass ein den reichlichen Sinnesorganen zu Grunde liegender Ganglienknoten allerdings zu erwarten ist, spricht für die nervöse Natur derselben. Die Masse dieses terminalen Ganglienknotens also lässt sich weiter als dünnere Schicht unter das Integument des Fühlers verfolgen (vergl. Fig. 3). In der Zeichnung eines verticalen Längsschnittes (Fig. 8) habe ich mich bemüht, möglichst

genau den Eindruck der Zellenmasse wiederzugeben, wie ihn meine Präparate hervorrufen. Auf Querschnitten wird man der Zellen minder gut ansichtig. Dieselben scheinen flach zu sein und die Flächen hauptsächlich mit verticalen Längsschnittebenen zusammen zu fallen. Bei einem besonders grossen Asteracanthion r. der Ostsee war dieser Knoten von ganz hervorragender Grösse, die Integumentschicht, in welcher die Augen eingebettet sind, dagegen kaum dicker als in der radialen Nervenbahn.

Gehen wir nun von diesem Ganglienknoten aus, um die weitere Anordnung der nervösen Elemente in der radialen Nervenbahn zu verfolgen! Drei Fälle sind möglich. Entweder der terminale Knoten entspricht den beiden früher geschilderten Zellplatten, welche sich vereinigen und eine Anschwellung bilden würden; oder die Zellenmasse setzt sich auf die Blätter des Septum fort; oder endlich beide Fälle haben neben einander Geltung. Ich neige zur letzteren Ansicht; denn auf Schnitten, welche den Ganglienknoten klar zeigen, finde ich immer auch eine Fortsetzung der Zellenschicht auf die Blätter des Septums. Immerhin halte ich einen Zusammenhang der ersteren mit den Platten für höchst wahrscheinlich. Um die Endigungsweise des Septums im Augenkolben zu prüfen löste ich die Spitze eines Armes mehrere Male vollständig in Querschnitte auf. Obgleich ich dabei keinen Schnitt verloren, kann ich doch nicht behaupten, dass ich vollständig ins Klare gekommen wäre. Jedenfalls ist so viel sicher, dass in dem Maasse, als man sich dem Augenkolben nähert, die beiden Blätter des Septums auseinander weichen und das so entstehende Lumen sich mit Zellen und Fasern füllt, welche den Anfang des Augenknotens vorstellen. Dann verlor ich plötzlich die Spur des Septums.

Ein directer Zusammenhang des Augenknotens mit den beiden Zellplatten würde eine treffliche Uebereinstimmung mit den Thatsachen herstellen, welche ich bei der Ophiura text. klar gefunden und deshalb zum Vergleiche vorausgeschickt habe. Nun schlagen sich, wie ich früher bei Skizzirung eines Querschnittes der Nervenbahn durch den Seesternarm gezeigt, die beiden Blätter des Septums an der Spitze des Dreieckes jederseits um. Ein Blick auf Fig. 2 *a* zeigt, wie die Zellenplatten *p*, *p* rechts und links eine directe Fortsetzung jener sich umschlagenden Blätter bilden. Ob aber die Blätter über oder unter den Platten weggehen, sich in dieselben auflösen, oder (wie mir nach einem Schnitte durch den Arm von Solaster papposus wahrscheinlich) die Platten zwischen zwei Lamel-

len nehmen, in welche sie sich spalten, kann ich nicht angeben. Es lässt sich natürlich in Uebereinstimmung mit dem geschilderten Verlaufe des Septums auf die eine oder andere Weise sehr gut denken, dass sowohl die Zellenplatten an der Bildung des Ganglienknotens theilnehmen, als auch andererseits die nervösen Elemente auf der Innenseite der Septumblätter sich hinaufziehen.

Das Septum bis in den Discus zu verfolgen fiel noch schwerer, da ich in diesem Falle Schnitte nur durch sehr kleine Thiere gewinnen konnte. Querschnitte zwingen mich anzunehmen, dass dasselbe in der Nähe der ringförmigen Commissuren immer mehr zusammenschrumpft, so dass ich zuletzt die Spur desselben ganz verlieren konnte. Die Zellplatten verbreitern sich, verschmelzen mit einander und lassen sich als zelliger Belag auf der ventralen Seite des ringförmigen Canales nachweisen, welcher eine directe Fortsetzung der beiden Canäle der radialen Nervenbahn ist und den Mund umgibt (Fig. 17 *b*, *c*). Nach HOFFMANN setzt sich die senkrechte Leiste »auch auf den Munddiscus fort und bildet da ebenfalls einen pentagonalen Ring, welcher die Scheidewand zwischen dem oralen Blutgefäss und dem Wassergefässring darstellt«[1]. Wenn ich auch, wie eben bemerkt, die Spur des Septums im Discus verloren habe, so will ich dieser Angabe gegenüber doch kurz auf den verticalen Schnitt durch Discus und Arm eines kleineren Thieres hinweisen, welchen Fig. 17 *a* im Bilde gibt (vergl. dazu 17 *b*). Die aus Cuticula, Stäbchenepithel und Fasern gebildete Integumentschicht (*i*), welche die directe Fortsetzung des Integumentes der Ambulacralrinne (*i*) ist, umfasst 1) den Hohlraum *c*, die Fortsetzung der Canäle der radialen Nervenbahn; 2) das Lumen *g*, welches für das Lumen eines Gefässes in Anspruch genommen wird, zunächst der Mundöffnung (*o*)[2]; *a* ist das Lumen des quer durchschnittenen Ambulacralgefässringes, wovon man sich auf der linken Seite durch die Einmündung des der Länge nach aufgeschnittenen radialen Ambulacralgefässes überzeugen kann. Zwischen demselben und den beiden anderen Lumina finden sich 1. eine dicke Bindegewebslage,

---

[1] l. c. pag. 7.

[2] »Um den Mund an der Innenwand der Scheibe verläuft ein zweiter Ringcanal, der orale oder ventrale Gefässring. Er liegt nach unten und innen vom Wassergefässring zwischen der Mundhaut und dem Nervenringe, aber so dicht dem letzteren an, dass er in das Lumen des viel weiteren Nervencanales hineinragt und innerhalb desselben zu liegen scheint«. GREEFF, l. c. II. pag. 94.)

2. ein quer durchschnittenes Muskelbündel (*m*) und 3. ein Fortsatz der Skelettheile. Wie auf diese Verhältnisse Hoffmann's Aussage Anwendung finden könnte, vermag ich nicht einzusehen.

Nach meiner Ansicht also müssen wir die nervösen Elemente des Seesterns nach innen von den Theilen suchen, welche ich als Integument zusammengefasst habe. Dieselbe Ansicht äusserte Greeff in seiner ersten Mittheilung. Dafür spricht erstens das Fehlen der Ganglienzellen im Integumente. Die Stäbchenzellen wird Niemand als solche in Anspruch nehmen wollen. Ich glaube nachgewiesen zu haben, dass sie nichts anderes als das Epithel sind. Ein von solchen Stabzellen durchsetzter Nerv wäre auf jeden Fall etwas höchst Auffallendes, wie sehr man auch geneigt sein möchte eine unvollkommene Trennung der Nervenelemente vom Hautsinnesblatte anzunehmen. Zweitens finden wir gedeckt vom Integument und getrennt von ihm durch die bindegewebige Lamelle Zellenaggregate mit Ausläufern und Fasern, welche man nicht anstehen kann für Ganglienzellen zu halten. Dahin gehören der terminale Knoten, die beiden Zellplatten, vielleicht in Verbindung mit den Blättern des Septums.

Zur weiteren Erläuterung dieser meiner Ansicht gehe ich jetzt auf eine etwas nähere Vergleichung der Ophiura texturata und des Asteracanthion rubens ein.

VII. Vergleichung der Ophiura texturata und des Asteracanthion rubens.

Wie bereits früher angegeben, findet sich bei den Ophiuren zu oberst in der Ambulacralfurche, dem Axenskelette anliegend, das Wassergefäss (Fig. 11, *a*), dessen Seitenzweige den Wirbel (*wrb*) durchsetzen, um zu den Saugfüsschen (*sf*) zu gelangen. Unter ihm dehnt sich ein geräumiger Hohlraum (*c*) durch die ganze Länge des Arms. Durch das Längsband (*b*), auf welchem Nerv und Gefäss liegen, wird dieser Längscanal (*c*) von einem zweiten unter dem Bande liegenden Canale (*r*) geschieden, welcher durch die Bauchschilder (*bs*) gedeckt wird. In seiner dritten Mittheilung über den Bau der Echinodermen (1872) stellt Greeff die gewichtige Ansicht auf, dass man in diesem zweiten Canale (*r*) der Ophiuren ein Homologon für die offene äussere Ambulacralrinne der Asterien (Fig. 1, *r*) zu suchen habe, ebenso wie in entsprechenden Längscanälen von Holothurien

(Fig. 19, *r*) und Echiniden. »Weitere Untersuchungen haben mir nun gezeigt, dass diese Uebereinstimmung zwischen Asterien und Holothurien sich auch auf die Echinen und Ophiuren erstreckt. Auch hier treffen wir nach aussen vom radialen Wassergefäss dieselben Lagerungs- und Formverhältnisse des Nervenbandes, das nach innen einen Canal umschliesst, nach aussen von einem solchen umschlossen ist. Diese Homologie scheint somit eine für die ganze Echinodermengruppe nicht unwichtige zu sein, da sie einen wesentlichen neuen Gesichtspunct für die vergleichende Morphologie derselben eröffnet[1]«.

Wir hätten also bei den Ophiuren in dem zweiten Canale (*r*. Fig. 11) nichts anderes als die überdachte Ambulacralrinne der Asterien (*r*, Fig. 1) vor uns. In der That könnten nur widersprechende Data einer detaillirten Entwickelungsgeschichte, auf Grund welcher allerdings eine ganz sichere morphologische Begriffsbestimmung allein möglich ist, mich bewegen, diese von GREEFF aufgestellte Ansicht wieder aus den Augen zu verlieren. Die Uebereinstimmung ist zu frappant. Für die Ophiuren kommt noch der folgende beachtenswerthe Umstand hinzu. Die dem Munde am nächsten liegenden Ambulacralplatten des Armes im Discus sind paarig und nicht zu einem soliden Wirbel verschmolzen (vergl. JOH. MÜLLER, l. c. pag. 196), sondern articuliren mit einander durch ein gezahntes Gelenk wie bei den Asterien. Wie bei den Asterien spannt sich hier zwischen Wassergefäss *a* und Band (*b*) ein Quermuskel *m*, von einer Wirbelhälfte (*wb* zur andern, so dass noch grössere Uebereinstimmung hergestellt ist (Fig. 18).

Vergleichen wir die Verhältnisse im Bau der Ophiura t. des Näheren mit denjenigen des Asteracanthion r., so erhellt, dass, wenn die angegebene Homologie richtig ist, das Längsband *b*) der Ophiura dem Integumente der radialen Nervenbahn des Seesterns entsprechen muss. Wie dieses geht jenes Band direct in die Haut der Saugfüsschen über. Bei Ophioscolex konnte ich beobachten, dass es hier eine umhüllende Schicht derselben wird, in der sich ausser den Längsfasern auch Gebilde unterscheiden lassen, welche an die Stäbchenzellen des Seesterns erinnern. Stellen wir uns vor, dass die Ophiura sich aus einer asterienartigen Stammform entwickelt hat, so haben

[1]) l. c. III pag. 11.

wir in jenem Bande einen Rest des früheren Integumentes zu sehen, welches dem Nerven und Bauchgefässe des Ophiuren-Armes (vielleicht als elastisches Gebilde) zur Basis dient. Von der früheren seitlichen Ausbreitung des Bandes, als einer blossen Verdickung und besonderen Ausbildung des Körper-Integumentes, sind nur noch die Verbindungen mit dem Integumente der Saugfüsschen vorhanden. In der That geht nämlich, wie früher gezeigt, das s. g. Nervenband der Asterien nicht nur in die Haut der Saugfüsschen unmittelbar über, sondern auch zwischen denselben in das gewöhnliche Integument (vergl. Fig. 1). Makroskopische Präparate der Seestern-Nerven, wie man sie in anatomischen Sammlungen findet, sind Kunstproducte. Eine bestimmte Region des Integumentes, in oder unter welcher man allerdings mit gutem Grunde den Nerven erwartet, wird auf gut Glück von dem übrigen Integumente getrennt, mit welchem es innig zusammenhängt. Sondert man damit zugleich der Hauptsache nach die nervösen Elemente, so kann man doch nicht behaupten, den Nerven präparirt zu haben. Ich kann nicht umhin, auch hinter den Abbildungen, welche George Ossian Sars in der schon citirten Abhandlung von dem bandartigen Nerven der Brisinga gibt, solche Kunstproducte zu vermuthen[1]). Leider waren die Bruchstücke einer Brisinga endecacnemos, welche mir zur Verfügung standen, für histiologische Untersuchungen nicht mehr brauchbar.

Indem ich das Band der Ophiura für homolog dem Nervenintegumente der Asterien erkläre, will ich noch auf die besondere Differenzirung desselben in Cuticula, Zellen- und Faserschicht aufmerksam machen, welche ich früher anführte und noch hinzufügen, dass ich bei Ophiura albida (Forb.) der Ostsee häufig auch Fasern fand, welche das Band in derselben Richtung durchsetzen, wie die Stäbchen das Integument des Seesterns. Zu beachten ist hier auch nochmals, dass bei Cribrella sanguinolenta die dachförmige Herauswölbung des Integumentes fehlt, dasselbe vielmehr als flaches Band, das nicht viel dicker als das Integument der Saugfüsschen ist, die Ambulacralrinne deckt.

Führen wir unseren Vergleich weiter, so entsprechen die beiden Zellenplatten (*p*, *p*) des Seesterns in auffallender Weise dem paarigen Nerven der Ophiura text. Wie die Ganglienknoten der Ophiura durch eine Lamelle von dem darunter liegenden Bande, so sind dort

[1]) l. c. Taf. VI Fig. 2, 3, 4, 5.

die Zellenplatten durch die bindegewebige Lamelle von dem Stäbchenepithel geschieden. Die Schwierigkeiten, welche dabei das Verhältniss der Zellenplatten zum terminalen Ganglienknoten des Seesterns unserem Vergleiche entgegenstellen möchte, sind bereits erwähnt. Sowohl an Längsschnitten als Querschnitten durch den Arm der Ophiura t. konnte ich wiederholt beobachten, dass die Ganglienknoten auch dorsalwärts von einer Lamelle gedeckt sind, welche sich zugleich über das Gefäss hinüberschlägt. Das Gefäss, dessen Anheftungslinie der Stelle beim Seestern entspricht, wo sich die Blätter des Septums an der Spitze des Dreiecks nach rechts und links umschlagen, wird, wenn eine Homologie wirklich vorhanden, mit dem Septum in irgend eine Beziehung gebracht werden müssen. Vielleicht gibt eine schärfere Prüfung der einschlagenden Verhältnisse der Cribrella, welche mir unmöglich war, näheren Aufschluss.

Ich will hier nicht unterlassen, die complicirten Verhältnisse zu berücksichtigen, welche uns auch von den Holothurien bekannt sind[1]. »Es bestehen die Radialnerven aus drei platten Bändern, welche durch ein bindegewebiges Septum von einander geschieden sind« (Fig. 19, n_1, n_2, n_3). »Die Zellen (von n_1) bilden eine äussere geschichtete Lage, die zwei oder höchstens drei kernhaltige Zellen enthält; nach innen, also gegen die Schicht n_2 zu, laufen die Ganglienzellen deutlich in feine Fasern aus, die parallel zu streichen und sich an die bindegewebige Membran zu setzen scheinen, welche n_2 und n_1 von einander trennt.« Dieser Passus erinnert unwillkürlich an das über die Stäbchenschicht und bindegewebige Lamelle des Seesterns von mir Beigebrachte (vergl. dazu SEMPER's Fig. 1 Tafel XXXVIII). »An guten Schnitten sieht man, dass diese trennende Bindegewebslage eine von jeder Seite her direct aus der Cutis zwischen die beiden äusseren Blätter der Radialnerven tretende Leiste ist«.

Ausser den zu den Füssen gehenden Nerven, welche aus einer Verschmelzung von n_1 und n_2 sowie einer Leiste von n_3 gebildet scheinen, »entspringen vom Rande der Radialnerven zahlreichere aber sehr viel kleinere Nerven, die direct in die Haut übergehen und sich hier rasch in ein dichtes Geflecht feinerer Nervenfasern auflösen«. »Die Art und Weise, wie sie von den Radialnerven entspringen, habe

[1] Die folgenden Citate sind entnommen aus: »Reisen im Archipel der Philippinen von Dr. C. SEMPER in Würzburg.« Zweiter Theil. Wissenschaftliche Resultate. Erster Band. Holothurien. pag. 146. VI. Das Nervensystem.

ich nicht ganz genügend ermitteln können: nur soviel steht fest, dass sie zum grössten Theile aus der Schicht n_2 (vielleicht ausschliesslich!) entspringen und gleich von Anfang an in Form von Fasern, die zuerst in grösseren Stämmen vereinigt sich bald in feinere Fasern auflösen«. Die nervöse Natur von n_3, welches noch mit einem Canalsystem (n_4) in Verbindung stehen kann, ist SEMPER zweifelhaft. »Vorläufig wird man sich wohl, so lange nicht mit Sicherheit über die nervöse Natur der Röhre $n_2 - n_4$ abgeurtheilt werden kann, jedes Suchens nach Analogien enthalten müssen. Sollte diese Röhre wirklich nervös sein, d. h. nervöse Theile, Ganglienzellen und Nervenfasern enthalten, so wäre meines Erachtens damit ein so eigenthümlich gebautes Nervensystem erkannt worden, dass eine morphologische Vergleichung mit demjenigen anderer Thierkreise absolut unmöglich gemacht wäre. Es würde sich dann vor Allem darum handeln, auch das Nervensystem der übrigen mit einem Wassergefässsystem versehenen Echinodermen-Klassen auf eine Uebereinstimmung mit den Holothurien zu untersuchen«.

Diese gesuchte Uebereinstimmung scheint mir nun, wenn anders wir uns auf einer richtigen Fährte befinden, allerdings vorhanden. Die äussere Platte n_1 wird dem Bande, die mittlere n_2 dem Nerven, die innere n_3 dem Gefässe der Ophiura t. entsprechen. Indem ich bei der Ophiura texturata (Fig. 14 und 15) die dritte Platte n_3 sicher als Gefäss von Nerven sondern, die zweite sicher als nervös bezeichnen kann, büssen die Verhältnisse schon viel von ihrer Absonderlichkeit ein. Es handelt sich nur noch um die schon ventilirte Frage, ob der Nerv von dem darunter liegenden Bande zu trennen sei. Wir haben uns für diese Trennung entschieden. Der Umstand, dass auch bei Holothurien die mittlere Platte n_2 vollständig von der äusseren n_1 durch eine Bindegewebslamelle getrennt ist und sicher einen grossen Theil der Nerven abgibt, kann nur für meine Ansicht sprechen. An dem Strange zu den Saugfüsschen nehmen alle 3 Platten Theil, ebenfalls wie bei der Ophiura t. Ganz unvereinbar mit meiner Ansicht ist aber das, was SEMPER über die Ringcommissur der Nerven angibt, welche so wie die von ihr abgehenden Nerven lediglich aus der Schicht n_1 besteht, während n_2 schon im Radius ein Ende nimmt.

Wie wir übrigens auch beim Seestern die Grenze der nervösen Elemente ziehen, auf alle Fälle stellt sich ein auffallender Unterschied vom Nerven der Ophiura heraus. Die characteristische Cen-

tralisation und scharfe Gliederung des Nervensystems, wie wir sie bei der Ophiura t. geschildert, fehlt dem Seestern. Hier sind die nervösen Elemente, Fasern und Zellen, viel gleichmässiger in der ganzen Nervenbahn vertheilt, und steht somit das ganze Nervensystem auf einer indifferenteren Stufe. Diese Thatsache harmonirt vollständig mit der Art der Bewegung beider Thiere. Die Ophiura rudert kräftig und ruckweise mit zwei Armen. Der Arm des Seesterns bewegt sich langsam und ist einer ruckweisen Bewegung überhaupt nicht fähig. Schneidet man plötzlich einem lebenskräftigen Seesterne, der sich in Ruhe befindet, eine Armspitze mit der Scheere ab, so veranlasst diese Amputation zuerst keine auffälligen Bewegungen des Thieres. Erst nachdem dasselbe sich mehrere Secunden lang gleichsam besonnen hat, fängt es an, sich in Bewegung zu setzen, um mit Anfangs geringer, dann zunehmender Schnelligkeit nach entgegengesetzter Richtung von dem Puncte des Eingriffes weg zu flüchten. Hat man das Thier auf einem Teller, so kann man durch Amputation eines anderen Armes dasselbe wieder in eine andere Richtung jagen. Jede Bewegung aber geschieht mit derselben Bedächtigkeit. Alles spricht also dafür, dass wir im Nervensysteme des Seesterns eine tiefere Stufe vor uns haben, als in dem der Ophiura. Hier hat sich aus der indifferenteren Form ein gegliedertes System in einer Richtung entwickelt, welche unwillkürlich an die Anneliden unter den Würmern erinnert und geeignet ist, als Schlüssel zum Verständniss der indifferenteren Form des Seesterns zu dienen.

Schluss.

Zum Schlusse sei es mir erlaubt, noch einige Worte mit Rücksicht auf die Haeckel'sche Hypothese von der Würmer-Natur der Echinodermen hinzuzufügen. Die Thatsachen, welche herbeigezogen werden, diese Hypothese zu stützen oder zu widerlegen, sind Thatsachen der Entwickelungsgeschichte und Thatsachen der vergleichenden Anatomie. Die letzteren, mit welchen wir es hier zu thun haben, mehren sich in erstaunlichem Grade zu Gunsten jener geistreichen Hypothese, welche mit unserer wachsenden Kenntniss der Echinodermen-Gruppe sich immer fruchtbarer erweist. Dafür hat jüngst wieder die bereits erwähnte Arbeit von Sars über Brisinga ein glänzendes Zeugniss abgelegt. Die Brisinga entpuppt sich als wahre Asterie von der geringsten Centralisation, die bis jetzt bekannt ist, und wird unter den Asteriden als ursprünglichste, den »Colony forming Ver-

mes- am nächsten stehende Form aufgefasst. Die Arme, deren Selbständigkeit sich als ganz ausserordentlich herausstellt, enthalten sogar paarige Geschlechtsorgane in symmetrischer Anordnung. Der Discus besteht eigentlich nur aus Commissuren. Selbst die Skelettheile desselben werden fast nur aus den zusammentretenden Skeletenden der Arme gebildet, welche durch wenige Schaltstücke verbunden sind. Das was Sars über die Nerven der Brisinga beibringt, berechtigt uns zu der Annahme, dass auch hier sich das Nervensystem auf jener indifferenteren Stufe befindet, wie wir dieselbe für Asteracanthion characterisirten, ja auf einer noch indifferenteren. Für die letztere Annahme sprechen die noch trägeren Bewegungen (siehe Sars l. c. V pag. 41). Meine Untersuchungen lehren nun, dass mit der Anpassung an Verhältnisse, welche eine entschiedenere Bewegung des gegliederten Armes zur Lebensbedingung machten, sich in demselben eine Form des Nervensystems ausgebildet hat, wie wir sie bei gegliederten Würmern, und weiter den Arthropoden, finden. Wie bei den Ringelwürmern prägt sich im Arme der Ophiura die Metamerie schärfer aus und zugleich findet eine Differenzirung des Nervensystems in ganz derselben Richtung wie bei jenen statt. Dieser Auffassung würde selbst dann nichts im Wege stehen, wenn wir trotz alledem gezwungen werden sollten, das Band gleichsam als continuirliche Längscommissur mit zum Nerven zu rechnen. Immer bleiben die paarigen Ganglienknoten, welche, symmetrisch zur Seite des unpaaren Gefässes liegend, sich in die Versorgung der rechten und linken Armhälfte mit Nerven theilen und so eine auffallende bilaterale Symmetrie herstellen. Diese paarige Anordnung der Nervenelemente ist meiner Ansicht gemäss auch bei den Asterien bereits in Gestalt jener beiden Zellplatten angedeutet. Sars möchte nach seinen Erfahrungen für alle Echinodermen circumscripte Gefässe in Abrede stellen und nur ein Lacunensystem gelten lassen. Ich habe kein Blut in dem von mir als Gefäss gedeuteten Röhrensystem der Ophiura t. pulsiren sehen, bin aber überzeugt, dass Niemand eine andere Deutung desselben geben würde. Ich erkläre es für das unpaare Bauchgefäss des Ophiuren-Armes und vermuthe, dass es aus dem umgebenden Lacunen- und Canalsystem Blutflüssigkeit in bestimmtere Bahnen pumpt. Vielleicht stehen die Saugfüsschen, welche die Seitenzweige erhalten, einer respiratorischen Function vor. Leider ist es mir nicht gelungen, den Verbleib der Zweige des Näheren aufzudecken. Ueberblickt man diese Verhältnisse und versinnlicht sich dieselben an Schematen, wie Fig. 11

u. 1, so wird man zugeben, dass dieselben der vergleichenden Anatomie abermals schwer wiegende Thatsachen bieten, welche beim Für und Wider der HAECKEL'schen Hypothese nur als Stütze dienen können.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1) Die Seitenzweige des radialen Wassergefässstammes beim Seestern, welche die Saugfüsschen und Ampullen speisen, enthalten Ventile, welche sich bei der Contraction der Ampullen schliessen müssen.

2) Die Höhlung der radialen Nervenbahn des Seesterns ist durch ein verticales Septum nur in zwei Längscanäle geschieden. Das Septum sendet zugleich mit dem Ambulacralgefässe und ventralwärts nach rechts und links Zweige, welche die Lumina jener beiden Canäle durchkreuzen.

3) Das Septum endet im Augenkolben des Seesterns; das Ende des Ambulacralgefässes ist die Höhlung des Fühlers.

4) Die bandartige Leiste, welche zwischen den Saugfüsschen des Seesterns in der ganzen Länge des Armes vorspringt, besteht nächst Wimpern und Cuticula aus einem gegabelten Stäbchenepithel, welches eine Modification des gewöhnlichen Epithels ist, und feinen Längsfasern, welche sich zwischen den Stäben durch die Länge des Armes ziehen. Von diesem Epithel durch eine bindegewebige Lamelle getrennt, springen in das Lumen der beiden Nervencanäle Zellplatten vor, welche augenscheinlich nervöse Elemente enthalten. Im Augenkolben findet sich unter der Lamelle ein umfangreicher Ganglienknoten.

5) Die Augentrichter, in das Integument des Augenkolbens eingebettet, werden zusammengesetzt aus Pigmentzellen, welche mit ihren Köpfen zusammentreten. Auch diese Zellen sind höchstwahrscheinlich als fernere Modification des Stäbchenepithels aufzufassen. Auf ihren Köpfen tragen dieselben lichte Stäbchen, welche gegen die Axe des Hohlkegels vorragen.

6) Das radiale Nervensystem der Ophiura texturata (Forbes) besteht aus paarigen Ganglienknoten, welche durch Längs- und Quercommissuren mit einander in Verbindung stehen. Diese Ganglienkette liegt symmetrisch zu den Seiten eines unpaaren Längsgefässes auf einem Bande, welches wir für homolog dem Integumente der radialen Nervenbahn des Seesterns erachten. Die Zahl der Ganglienknoten entspricht der Zahl der Metameren. Jeder Knoten eines Paares gibt einen stärkeren Nerven ab, welcher den Wirbel

durchsetzt, um zu den Muskeln zu gelangen, — einen schwächeren, welcher mit einem Gefässzweige zum entsprechenden Saugfüsschen geht.

Anhang.

»Beiträge zur Anatomie der Crinoideen von Dr. Hubert Ludwig«. (Nachrichten von der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften und der G. A. Universität zu Göttingen. 23. Febr. 1876 No. 5,) enthalten eine Zusammenstellung der hauptsächlichsten Resultate des Verfassers, auf welche ich, da meine Arbeit bereits abgeschlossen war, anhangsweise eingehe.

Das Epithel der Tentakelrinne, aus langen nach unten fadenförmig ausgezogenen Zellen mit länglichen Kernen bestehend, zwischen welche in der tieferen Partie kürzere mit runden Kernen versehene Zellen eingelagert sind, ist nach dem Verfasser im Vergleich zu dem Zellenüberzug der Tentakel und der übrigen Körperoberfläche sehr verdickt. Unter dem Epithel in der Mittellinie der Tentakelrinne findet sich das Homologon des Greeff'schen Nervengefässes der Asterien mit Septum. »Rechts und links von dem beschriebenen Gefäss erblickt man den Querschnitt zahlreicher, ungemein feiner, häufig mit winzigen Zellen untermischter Fasern, die in der Längsrichtung des Armes verlaufen und in ihrer Gesammtheit den Armnerven darstellen«. Ueber und unter dem Nerven ist eine sehr dünne bindegewebige Lamelle gelegen. »Die Nervenfasern liegen demnach nicht wie bei den Asterien unmittelbar in der tiefsten Schicht des Epithels, sondern sind von ihm getrennt durch eine dünne Bindegewebslage«. Indem bei Antedon Eschrichtii über dem Greeff'schen Gefässe keine Nervenfasern angetroffen werden, wird hier ein paariger Armnerv erkannt, während bei dem nahe verwandten Antedon rosaceus (Comatula mediterranea) der Armnerv durch Vereinigung der beiden Hälften in der Mittellinie zu einem unpaaren geworden ist. »Auch möge darauf hingewiesen sein, dass bei den Ophiuren und Echinen der Radialnerv in der Mittellinie eine Einsenkung erkennen lässt«.

Wenn anders ich mit dem »Rechts und links von dem beschriebenen Gefässe« ein richtiges Bild verbinde (das Gegentheil wäre mir bei einer vorläufigen Mittheilung ohne Abbildungen zu verzeihen!), so können obige Data nur geeignet sein, eine willkommene Parallele zu den meinigen zu ziehen. Was über den paarigen Nerven und die bindegewebige Lamelle, welche denselben vom Epithel

trennt, gesagt wird, erinnert unwillkürlich an die kritischen Puncte meiner Arbeit und kann meine Zweifel eher beseitigen helfen als verstärken. Für meine Auffassung scheint mir ausserdem von Bedeutung zu sein, dass Ludwig auch bei Crinoideen jene characteristische Mächtigkeit der Epithelschicht beobachten konnte, welche das Integument der r. Nervenbahn vor dem übrigen Integumente auszeichnet, obgleich er mit Sicherheit den paarigen Nerven unter dieselbe verlegt. Die besondere Ausbildung des Integuments der radialen Nervenbahn beim Seestern erlaubt daher nicht ohne Weiteres einen Schluss auf die nervöse Natur desselben, und auch die fibrilläre Zwischensubstanz des Stabepithels, welche nach Ludwig bei Crinoideen zu fehlen scheint, bietet keine directen Anhaltspuncte für diese Auffassung. Im Gegentheil scheint mir Alles mehr und mehr darauf hinzuweisen, dass die Anordnung der verschiedenen Schichten im Ambulacrum der verschiedenen Echinodermen eine bis ins Einzelne gehende Uebereinstimmung bietet. Demgemäss kann ich auch der Polemik, welche Ludwig gegen die Hypothese Greeff's vom Homologon der äusseren Ambulacralrinne der Asterien bei Ophiuren etc. aufnimmt, nicht beipflichten. Die Angaben Ludwig's, der dieses vermeintliche Homologon als muthmassliches Spaltungsproduct der Trennungslamelle zwischen Nerv und Epithel hinstellt, scheinen mir im Verein mit den meinigen Greeff's Hypothese nur zu stützen. Dagegen müssen meine einschlagenden Data, sofern sie nicht vollständig irrthümlich sind, jener Hypothese Ludwig's nothwendig den sicheren Boden entziehen. Holothurien und Ophiuren könnten nur dann von Ludwig als Stütze herangezogen werden, wenn das sogenannte radiale Nervenband das einfache Gebilde wäre, für welches man es lange gehalten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV—XVII.

Fig. 1. (Hartnack, Syst. 4, Oc. 1.) Querschnitt durch den Arm von Asteracanthion rubens (schematisch).

lh = Leibeshöhle. *w* = Ambulacralplatte. *a* = Ambulacralcanal. *m* = Quermuskel. *b* = Band der radialen Nervenbahn. *s* = verticales Längsseptum der r. Nervenbahn. *c*, *c* = Längscanäle der radialen Nervenbahn. *r* = äussere Ambulacralrinne. *sf* = Saugfüsschen. *ap* = Ampulle. *hk* = Hautkiemen.

Fig. 2*a*. (Hart., Immers. 10, Oc. 1.) Querschnitt durch die radiale Nervenbahn und den Ambulacralcanal mit Umgebung von Asterac. r.

ct = Cuticula. *ep* = Stäbchenepithel. *l* = bindegewebige Lamelle. *p*, *p* = Zellplatten. *z* = Hohlraum des Septums. *s*, *s* = Blätter des Septums. *bd* = Bindegewebe. *h* = horizontales Längsseptum. (Uebrigens die Bezeichnung wie vorher.)

Fig 2*b*. (H., S. 4, O. 2.) Ein gleicher Querschnitt, die seitlichen Zweige des Ambulacralcanals und des verticalen Längsseptums zeigend

c, *c*; *x*, *x* = die vier Lumina der hohlen Nervenbahn. *z*, *z* = die kurzen Zweige des Ambulacralcanals (*a*) zu den Saugfüsschen (*sf*). *amp* = Ampulle. (Uebrigens wie vorher.)

Fig. 3. (H., 4, 3.) Verticaler Längsschnitt durch die Ambulacralfurche, den Augenkolben und Fühler von Ast. rub. (schematisch).

a_1 = Seitenzweig des Ambulacralcanals (*a*). *sh* = dorsale ausgeschweifte Anheftungslinie des vert. Septums (*s*). *ak* = Augenkolben. *au* = Einzelauge. *gl* = Ganglienknoten. *fl* = Fühler. *e* = terminale Erweiterung des Ambulacralcanals.

Fig. 4. (H., 7, 1.) Horizontaler Längsschnitt durch die Nervenbahn von Aster. rub. (von der ventralen Seite aus gesehen).

z = Zweige des Septums. *m* = Quermuskel. *V* = Andeutung eines eben getroffenen Ventils. (Uebrigens wie vorher.)

Fig. 5. (H., 7, 1.) Horizontaler Längsschnitt durch den Ambulacralcanal (*a*) von Asterac. rub.

V = Ventil. *t* = Spalt. *tsch* = Tasche. *z* = Zweig des Ambulacralcanals zum Saugfüsschen. (Man beachte die scharfe Abgrenzung der Wände des Spaltes (*t*) von den Wänden der Taschen (*tsch*). (Uebrigens wie vorher.)

Fig. 6. (H., 7, 1.) Verticaler Längsschnitt durch den Arm von Aster. rub.,

seitlich von der Medianlinie. (Die Richtung des Schnittes ist in Fig. 5 durch die punctirte Linie angedeutet.)

sf = Saugfüsschen. *cz* = Seitenzweige der Canäle der rad. Nervenbahn (vergl. dazu die bezügl. Angaben von GREEFF und HOFFMANN). *ap* = Ampulle. Uebrigens die Bezeichnung wie in Fig. 5. Näheres über den Schnitt im Text.

Fig. 7. (H., Imm. 10, 3.)

ep = Stäbchenepithel aus dem Integumente der radialen Nervenbahn. *a* = Stäbchenzelle aus dem Fühler. *rep* = Gewöhnl. Epithel vom Rücken. *c* = untere Hälften desselben. (Aster. rub.)

Fig. 8. (H., Immers. 10. 3. Verticaler Längsschnitt durch den Augenkolben von Asterac. rub. (vergl. Fig. 3).

gl = Ganglienknoten. *ep* = Stäbchenepithel. *fb* = fibrilläre Zwischensubstanz. *au*, = Längsschnitt durch ein Einzelauge. *au*,, = Querschnitt durch ein solches. *o* = Problematische Blase.

Fig. 9. (H., Imm. 10, 3.) Zellen aus dem Einzelauge von Asterac. rub. und Fragmente von solchen.

b = vollständige Zellen. *c* = Fragmente.

Fig. 10. (H., I. 10, 3.)

a = Einzelauge von Asterac. rub., durch Zerzupfen des Augenkolbens isolirt und durch Druck aufgerissen. *b* = ein Bruchstück eines solchen.

Fig. 11. (H., 4, 1.) Querschnitt durch den Arm von Ophiura texturata (schematisch).

wrb = Kalkwirbel. *m* = Zwischenwirbelmuskeln. *a* = Ambulacralcanal. (Seitenzweige zu den Saugfüsschen (*sf*) abgebend, welche in besonderen Canälen den Wirbel durchsetzen.) *b* = Längsband (die Zweige, welche nach den Saugfüsschen gehen, sind getroffen). Darauf in der Mitte das Gefäss; zu beiden Seiten desselben der Nerv. *bs* = Bauchschild. *c* und *r* = Längscanäle.

Fig. 12. (H., 7, 1.) Horizontaler mit dem Skalpell geführter Längsschnitt durch die Ambulacralfurche der Ophiura text. Man sieht auf die dorsale Seite des Bandes (*b*), auf welcher das Gefäss (*gf*) und die Ganglienknoten (*gl*) liegen.

wrb = der rechts und links durchschnittene Wirbel. *lc* = Nervenlängscommissur. *mn* = Muskelnerv (nach oben und in den Wirbel tretend). *q* = Quercommissur der Ganglienknoten. *z*, *z* = die unter dem Wirbel liegenden Seitenzweige des Gefässes. *m* = Zwischenwirbelmuskel. Die Fasern dieses Muskels sind breite Bänder, welche, in Alkohol aufbewahrt, eine doppelte Schrägstreifung zeigen. Vergl. dazu G. SCHWALBE. »Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere«. (M. SCHULTZE's Archiv. Bd. V. 1869. pag. 205.)

Fig. 13. (H., Im. 10, 2.

b = Muskelnerv. *a* = Zusammenhang eines Nerven mit Ganglienzellen des Ganglienknotens.

Fig. 14*a*. (H., Im. 10, 2. Querschnitt durch das Längsband und die darauf liegenden Theile von Ophiura text.

b = Band (die drei im Texte angegebenen Regionen desselben

1, 2, 3, sind angedeutet. *gf* = Gefäss. *gl* = Ganglienknoten (theilweise abgehoben vom Bande).

Fig. 14*b*. (H., 7, 1.) Das auf dem Bande liegende Gefäss der Ophiura text. = *gf*. *h* = Anschwellung desselben. *n* = Nerv. *gl* = Ganglion.

Fig. 15. (H., I. 10. 2.) Querschnitt durch das Band und die darauf liegenden Theile der Oph. text. an der Stelle, wo die Muskelnerven (*mn*) abgehen.

gf = Gefäss. *gl* = Ganglion. *b* = Band. *c* = Commissur.

Fig. 16. (H., I. 10, 3.) Zellen aus den Zellplatten der radialen Nervenbahn von Asteracanth. rub. (Das Nähere im Text.)

Fig. 17*a*. (H., 4, 1, verkleinert.) Verticaler Längsschnitt durch Arm und Discus eines jungen Aster. rub.

d = Discus. *ar* = Arm. *o* = Mundöffnung. *sf* = Saugfüsschen. *amp* = Ampulle. *a* = Ambulacralcanal. *m* = Quermuskeln. *s* = Septum. *i*, = Integument der radialen Nervenbahn. *g* = Blutgefäss. *c* = die den Mund umgebende Fortsetzung der Canäle der radialen Nervenbahn. *m*, = Muskeln. *w* = Ambulacralplatten, *i* = Integument.

Fig. 17*b*. (H., 7, 1.) Querschnitt durch die ringförmigen Canäle des Discus. (Die entsprechenden Theile von 17*a* stärker vergrössert.)

a = Ambulacralcanal. *g* = oraler Blutgefässring. *m* = Muskel. *c* = Fortsetzung der Längscanäle der radialen Nervenbahn. *i* = Integument. *p* = Fortsetzung der Zellplatten.

Fig. 18. (H., 4, 1.) Der erste Wirbel des Ophiuren-Arms zunächst dem Munde und die darunter liegenden Theile. (Querschnitt.)

wrb, wrb die beiden mit einander articulirenden Wirbelhälften. *a* = Ambulacralcanal. *m* = Quermuskel. *sf* = Saugfüsschen. *c* = Längscanal. *b* = Band. *r* = Längscanal. *bs* = Bauchschild. (Oph. text.)

Fig. 19. Querschnitt durch den Radialnerv von Holothuria erinaceus S. (Vergr. $^{30}/_{1}$.) [nach Semper l. c. Tafel XXXVIII. 2].

n_1, n_2, n_3 = die 3 problematischen Theile des Nerven. *a* = Ambulacralcanal. *r* = Längscanal.

Fig 1

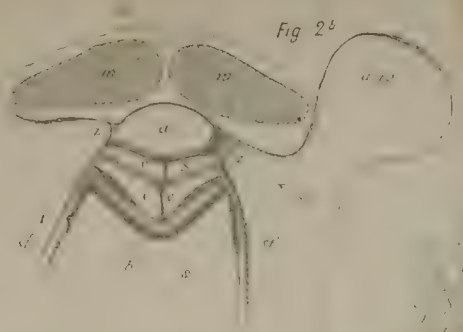


Fig 2b

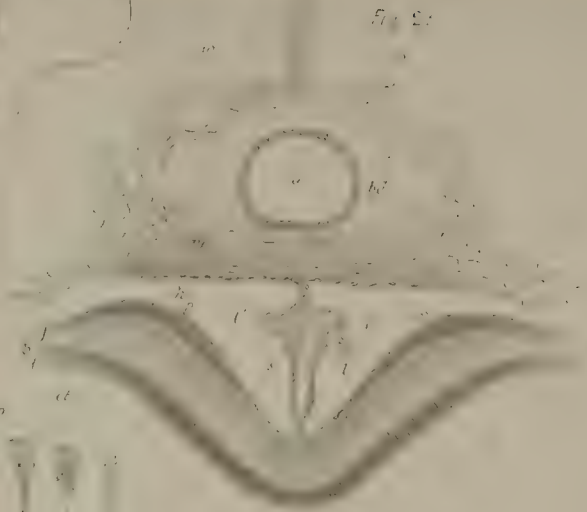


Fig 2a

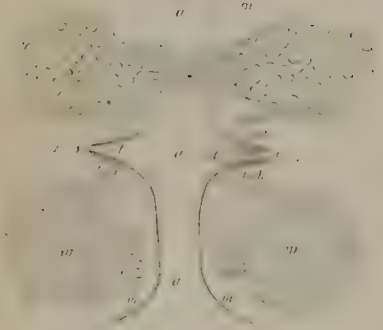


Fig 5

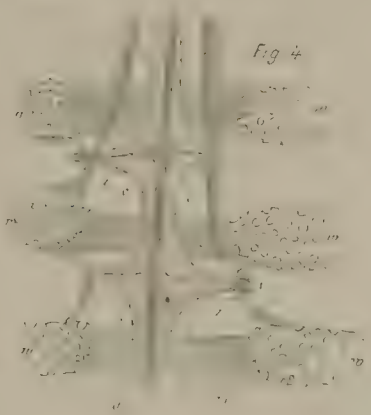


Fig 4

Fig 7

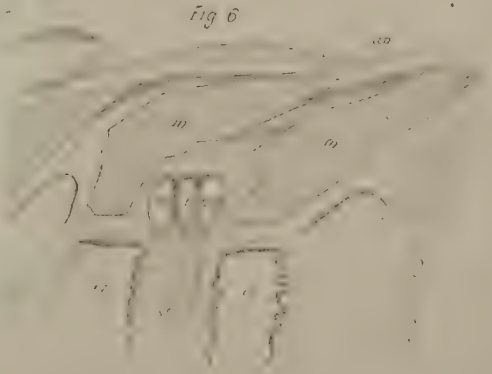


Fig 6

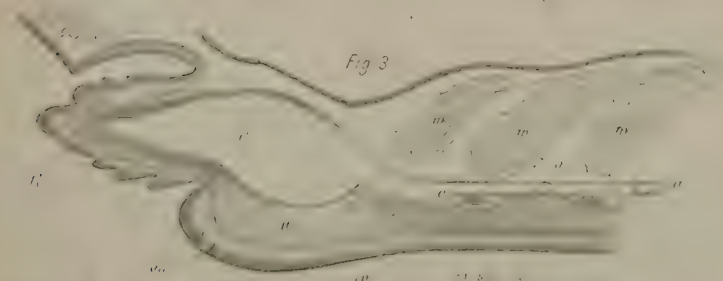


Fig 3

au
au
au.
au.
Fig. 9.
b
Fig 8
c
b
gl
fb
Fig 10
a
d

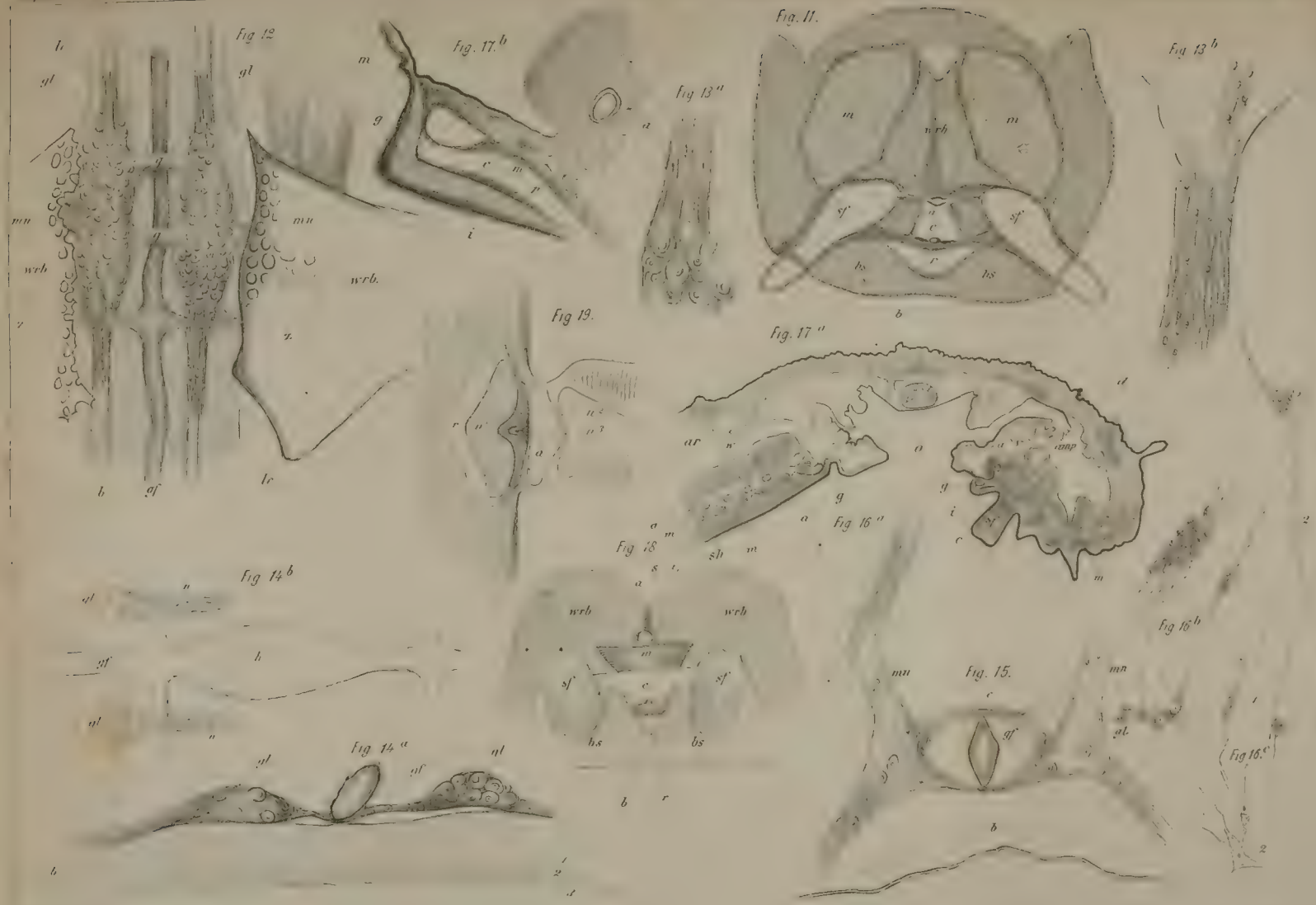


Fig. 12
Fig. 17. b
Fig. 13. a
Fig. 11.
Fig. 13. b
Fig. 19.
Fig. 17. a
Fig. 16. a
Fig. 18
Fig. 14. b
Fig. 14. a
Fig. 15.
Fig. 16. b
Fig. 16. c
W. Lange gez.
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen.

Von

Dr. Fr. Leydig,

in Bonn.

Mit Tafel XVIII bis XXI.

1. Der Bau des Integumentes.

Die bisherigen Untersuchungen haben ergeben, dass die Hautdecke der Klasse: *Batrachia*, Brongniart, nach folgenden Grundzügen gebaut ist.

Eine Cuticula ist vorhanden, entweder in zusammenhängender Form, als für sich abhebbares homogenes Häutchen, oder auch nur als Decklage der einzelnen Zellen. Die Cuticularschicht kann mancherlei Sculpturen entwickeln.

Die Epidermis scheidet sich in Horn- und Schleimschicht. Die Zellen sondern sich in eigentliche Oberhautzellen, in Schleim- und Drüsenzellen, in Chromatophoren und Faserzellen. Eine Abänderung der Drüsenzellen sind die sogenannten Sinneszellen. Die Epidermis kann durch örtliche Verdickung und Erhärtung Hornhöcker erzeugen.

Die Lederhaut besteht nach ihrem Grundstock aus wagerecht geschichtetem, derben Bindegewebe. Dasselbe ist oben und unten überzogen, sowie in senkrechten Zügen durchsetzt von einem lockeren, auch die Wand der Drüsensäcke bildenden Bindegewebe; letzteres ist ferner Träger der Blut- und Lymphgefässe, nicht minder der Nerven; auch enthält es das im Bindegewebe abgesetzte Pigment. Die Oberfläche der Lederhaut ist niemals ganz glatt, sondern

erhebt sich in ein äusserst feines Leistensystem und kann ausserdem noch in grössere Blätter und Papillen verschiedener Art ausgehen. Blutgefässe und Nerven bilden in der unteren lockeren Grenzschicht der Lederhaut ein Netz von weiten Maschen und ein zweites engeres in der oberen meist stark pigmentirten Grenzlage; diejenigen Gefässe und Nerven, welche die Verbindung zwischen dem oberen und unteren Netze herstellen, liegen in den senkrecht aufsteigenden Zügen des gleichen lockeren Bindegewebes.

Die Haut ist überaus drüsenreich.

Ich erlaube mir, die histologische Beschaffenheit jener Gattungen und Arten der Ordnung: *Batrachia caudata*, Dumeril, welche ich selbst geprüft habe, im Einzelnen zu durchgehen, sowohl um weitere Mittheilungen vorlegen, als auch um gewisse Puncte, über welche ich mit anderen Beobachtern noch nicht gleicher Meinung bin, beleuchten zu können.

1. Gattung: *Proteus*, Laurenti.

Species: *Proteus anguinus*, Laur.

Die Cuticula ist dick, senkrecht streifig, wie jene der Larven anderer Batrachier; Sculpturen sind nicht vorhanden.

Unter den Zellen der Epidermis gibt es keine »Stachelzellen«, dagegen viele Schleimzellen. Die Epidermis ist ohne Hornbildungen; die Hautsinnesorgane sind zeitlebens zugegen.

Lederhaut dünn, ohne Pigment.

Aus Beobachtungen, welche ich über die Haut des frischen Thieres vor vielen Jahren anstellte, hatte sich ergeben, dass die von mir in der Oberhaut der Fische als Bildungen besonderer Art erkannten Schleimzellen[1], sich auch bei diesem Batrachier finden. Aus

---

[1] Es wird von jüngeren Zoologen die Entdeckung und Deutung obiger Elemente bald Diesem bald Jenem zugeschrieben. Deshalb mag es gestattet sein, hier zu wiederholen, dass von mir zuerst, vor nunmehr 25 Jahren, diese Gebilde aufgefunden und als einzellige Drüsen angesprochen wurden. Vergl. meine Erörterung hierüber in Act. acad. Leop. Carol. Vol. XXXIV. pag. 18.

der Haut lebender Thiere sah ich sie nur unter der Form grosser Zellen, eingestreut zwischen die tieferen Schichten der Epidermis und erfüllt mit körnig-krümlicher Masse, die wieder für sich in ein Bläschen (Sekretbläschen) eingeschlossen war[1]. Später an Weingeistexemplaren fanden sich ausser den runden auch Schleimzellen von Flaschenform[2].

Hinsichtlich der Lederhaut machte ich aufmerksam, dass ihr Bindegewebe nach der freien Fläche hin mehr compact und homogen sei, nach unten zu aber in Stränge auseinander gehe: da die Haut pigmentlos sei, so lasse sich hier, nach Wegschaffung der Epidermis und von oben besehen, gewahren, dass die bündelförmigen Abtheilungen der Bindesubstanz in ähnlich regelmässiger Ordnung ringförmig um die Hautdrüsen ziehen, wie auf dem Querschnitt eines Knochens die Lamellen um die Markcanäle kreisen. — Auch die Hautdrüsen habe ich im Näheren beschrieben[3].

Wenn ich jetzt die Zeichnung des Hautschnittes, welche Bugnion[4] veröffentlicht hat, vergleiche, so stimmt sie gut mit meinen Angaben überein: als bemerkenswerth kommt hinzu, dass das Pigment, welches sich bei gefangen gehaltenen Thieren entwickeln kann, genau in die lockeren Züge abgesetzt wird, welche von mir wiederholt als Träger des Pigments bezeichnet wurden; die Räume des lockeren Bindegewebes gelten unserem Beobachter ebenfalls als Lymphräume. Die Schleimzellen der Epidermis werden erwähnt und nach ihrem feineren Bau geschildert, ebenso die Cuticula, welche dick sei und von senkrechten Streifen durchsetzt.

Durch Malbranc[5], welcher zuletzt die Vertheilung und den Bau der Hautsinnesorgane untersucht hat, erfahren wir, dass unser Thier durch die Gruppirung der Hautsinnesorgane drei Seitenlinien besitzt.

[1] Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien, Berlin, 1853. pag. 107.

[2] Histologie, 1857. pag. 97 Anmerk.

[3] Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien. pag. 110.

[4] Recherches sur les organes sensitifs que se trouvent dans l'épiderme du Protée et de l'Axolotl. Lausanne, 1873.

[5] Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien, Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXVI 1875.

2. Gattung: *Menopoma*, Harlan.

Species: *M. giganteum*, Bart.

Die Cuticula stellt sich am umgeschlagenen Rand der obersten, platten Epidermiszellen als ein scharfer, doppelliniger, wenn auch dünner Saum dar. Die Sculptur ist eine feine Höckerbildung, welche sich als Punctirung der Zellenoberfläche kund gibt. Die Elemente der Epidermis in den tieferen Lagen sind »Stachelzellen«. Die Zellen enthalten zum Theil schon einiges Pigment. Zwischen den gewöhnlichen Zellen der Epidermis verbreiten sich wie bei allen gefärbten Amphibien (und Reptilien) strahlige Chromatophoren.

Die Lederhaut ist stark pigmentirt und erhebt sich in Leisten, welche eine einzige Gefässschlinge tragen. Die Hautsinnesorgane sitzen in Vertiefungen zwischen den rundlichen Höckern der Lederhaut.

Die Lederhaut vorgenannten Thieres erscheint dick; dabei will es mir an Durchschnitten vorkommen, als ob es nicht jene derben wagerechten Schichten seien, welche ich als Grundstock der Lederhaut der Amphien bezeichnete, sondern jene obere, lockere, gefässtragende Grenzlage sei es, welche hauptsächlich die Dicke der Haut bedinge. Es mag dies in Uebereinstimmung stehen mit den grossen, weiten Blutcapillaren, welche aus dieser Schicht aufsteigen und über die freie Fläche hinaus die Papillen erzeugen.

Es haben die letztgenannten Papillen und Leisten, obschon sehr characteristisch für *Menopoma* und *Cryptobranchus*, bei den früheren Beobachtern gar keine und bei dem neuesten Autor nur geringe Beachtung gefunden, weshalb sie jetzt nach Form und Bau durch Zeichnungen veranschaulicht werden sollen und zur Erklärung derselben erlaube ich mir aus meinen früheren Mittheilungen[1]) Einiges im Auszuge hier zu wiederholen.

Die für's freie Auge fein grieselige Beschaffenheit der Hautoberfläche beruht auf den dicht stehenden und auf's mannigfaltigste ineinanderfliessenden Leistchen und Papillen, welche über den ganzen Körper wegziehend, eigentlich nur an den Umschlagsstellen der

---

[1]) Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XII. Separatausgabe pag. 40.

Haut fehlen[1]). Je eine Leiste besteht aus einem einzigen sehr geräumigen Blutcapillargefäss, das von der Haut weg entweder nur einen einzigen kurzen Bogen erzeugt, oder mehrere Schlangenkrümmungen ausführt, ehe es wieder zurückgeht. Dabei hat es den Anschein, wie wenn das Capillargefäss völlig frei auf der Oberfläche der Lederhaut sich in die Epidermis hineinerhebe, indem die bindegewebige Grundlage, welche als Begleiter oder Träger zu dienen hat, nur in äusserst geringer Menge zugegen ist. Wegen dieser Leisten und Papillen und weil sie nach oben und aussen nur ganz dünn von der Oberhaut überdeckt sind, zeigt auch die abgehobene Epidermis an ihrer Unterfläche ein sehr ausgesprochenes netzartiges Wesen (Rete Malpighii).

Die Hautsinnesorgane sind bisher von Eilhard Schulze, dann von mir und Malbranc untersucht worden. Nach dem ersten Beobachter fände sich in der Aushöhlung der Hügel eine knopfartige, mit Cylinderepithel bedeckte Erhabenheit, in welche Nerven eintreten. Auch schienen Büschel verklebter Sinneshaare zugegen zu sein.

Ich selber gab Nachricht bezüglich der Vertheilung der Sinnesorgane über den Körper hin, dann erörterte ich das Verhältniss der Drüsen zu diesen Hügeln, ferner dass die gefässtragenden Leisten sich, wenn schon in verjüngtem Maassstabe auf die Fläche des Hügels erstrecken[2]). Endlich die epitheliale Bekleidung des Hügels und der grubigen Aushöhlung anlangend, so sei das Epithel der Hügel nicht verschieden von dem gewöhnlichen der Haut: es bestehe aus Plattenzellen mit feinster Punctirung und Cuticularsaum[3]). Dieses Epithel gehe von der Höhe des Hügels ins Thal bis genau dahin, wo die Oeffnung der Höhle liegt, allwo dann körnige, halbzerstörte Zellen begännen, welche die Höhlung auskleideten, ohne dass an ihnen etwas wahrzunehmen gewesen wäre, was sie von den Zellen echter Hautdrüsen unterschieden hätte[4]). Ich konnte somit weder die knopfartige Erhabenheit, noch die Sinneszellen Schulze's bestätigen.

Malbranc geht auf die Vertheilung der Organe über den Körper hin noch näher ein als ich und drückt dies auch in Zahlen

---

[1]) Vergl. Figur 10, *a*; Figur 11, *b*; Figur 9 und Figur 29.
[2]) Figur 13. [3]) Figur 12. [4]) Figur 10.

aus. Ueber den feineren Bau lässt er sich dahin vernehmen, dass die Gestalt der Mündung eine vollständig kreisrunde sei. Die zelligen Elemente schieden sich in platte Mantelzellen mit zusammengedrücktem Kern in einer spindelförmigen Auftreibung und in Birnzellen, welche von Härchen nichts erkennen liessen.

Es bleibt somit, da auch der letztgenannte Beobachter nichts von einer knopfartigen Erhabenheit weiss, und ferner die Härchen einstweilen fraglich sind, über den Bau so viel bestehen, dass die Zellen sich scheiden in die nach aussen liegenden und lang ausgezogenen Stützzellen und in die den Innenkörper bildenden birnförmigen Zellen, welche ich den Schleimzellen für verwandt halte. Dass die Oeffnung des Organes bei Malbranc als völlig kreisrund bezeichnet wird und auf meinen Präparaten länglich sich darstellt, ist wohl von geringer Bedeutung.

3. Gattung: *Cryptobranchus*, van der Hoeven.

Species: *C. japonicus*, Thunberg.

Die Schrift Bolau's: Beitrag zur Kenntniss der Amphibienhaut[1]) enthält einen besondern Abschnitt über die histologische Beschaffenheit der Haut unseres Thieres, aus welcher ich aber weiter nichts zu entnehmen weiss, als dass unter Umständen die bindegewebigen Bündel der Lederhaut in Fibrillen auseinander gehen, ein Verhalten, das ich auch bei andern Batrachiern, namentlich an Exemplaren von *Bufo vulgaris*, welche lange in Weingeist gelegen hatten, wahrgenommen habe.

An einem jungen Thier von *Cryptobranchus japonicus*, das ich aber aus Rücksicht auf die Sammlung der es angehörte zu schonen hatte, untersuchte ich die Falten, Leisten und Papillen der Lederhaut und habe das Nähere bereits an einem anderen Orte vorgebracht.

Malbranc gedenkt ebenfalls der »niedrigen, wallförmigen, langgestreckten Papillen, die unter der Epidermis sich bis dicht unter deren Oberfläche erheben«. Die von Genanntem gegebene Figur, welche die »concentrische Umschliessung des Sinnesorganes« durch die Papillen versinnlicht und bei durchgehendem Licht gehalten er-

[1]) Inauguralabhandlung, Göttingen 1866.

scheint, entspricht der von mir über *Menopoma* gelieferten und bei auffallendem Licht gezeichneten Abbildung[1]).

Den feineren Bau der sehr grossen Seitenorgane legt der genannte Autor dar. Die Mündung sei bald von Form eines lang gezerrten und fast geschlossenen Spaltes, bald klaffe sie beinahe in ovaler Gestalt. Den Boden der Thalsenkung für das Seitenorgan bilde »keine absondernde Gewebsschicht etwa nach Art der geschlossenen Balghaut der Drüsen, sondern einfach die oberste Cutislage«. Die Decke werde hergestellt von einem Gewölbe gestreckter farbstofffreier Epidermiszellen Deckzellen; die Stützzellen Mantelzellen seien langausgezogen mit spindelförmiger Auftreibung für den Kern: der Innenkörper bestehe aus birnförmigen Zellen, deren Härchen nicht sichtbar waren, sondern »wahrscheinlich mit Gerinnseln auf der Oberfläche der Haut und in den Oeffnungskratern der Organe davongetragen worden waren«.

---

4. Gattung: *Salamandra*, Laur.

Species: *S. maculosa*, Laur. und *S. atra*, Laur.

Die hohe Cuticula der Larven ist senkrecht streifig und man deutet die Linien als das Bild von Porencanälen. Ich habe am angeführten Orte erwähnt, dass mir diese Auffassung beinahe verdächtig geworden ist. Der freie Rand erscheint nämlich im optischen Schnitt fein gekerbt; die von den Kerbungen ausgehenden Linien enden aber keineswegs am unteren, gegen das Protoplasma gerichteten Saum, sondern die Linien ziehen leicht bogig gekrümmt über das Cuticularkäppchen der Zelle weg. Man darf daher an feinste Leistenbildung denken, die im Profil den gekerbten Rand und nach der Fläche die zarten Linien gibt. Doch muss ich immerhin bekennen, dass mir die frühere Annahme doch auch wieder als die richtigere erschienen ist.

Bei den erwachsenen Erdmolchen ist aber jedenfalls keine Art Sculptur der Cuticula zugegen. Denn gleichwie sich die Haut dieser Thiere für die gewöhnliche Besichtigung durch glattes glänzendes Wesen auszeichnet, so ist auch die cuticulare Verdickung der äussersten Epidermiszellen spiegelglatt und ohne Reliefbildungen.

---

[1]) Figur 13.

Ueber die Schleimzellen in der Haut der Larven, welche in Langerhans den letzten genaueren Untersucher gefunden haben, wolle man auch meine jüngst veröffentlichten Mittheilungen vergleichen. Zur Veranschaulichung dessen, was die Membran und der Kern Besonderes darbieten, mögen die jetzt beigegebenen Abbildungen dienen[1]).

Figur 20, ein Stückchen Epidermis von *S. maculosa*, lässt die grossen Oeffnungen sehen, welche als rundliche scharfrandige Lücken zwischen den Zellen der obersten Lagen der Epidermis ausgewachsener Thiere sich abheben. Man sieht, wie ein solches Loch wie eine glatte ausgeschnittene Bucht in das anstossende Epithelplättchen hineingreift; ein andermal können eine und mehrere Oeffnungen dieser Art die Zellen mitten durchbrechen. Auf die Deutung der Lücken werde ich unten im »Anhang« zurückkommen.

Dann versinnlicht Figur 18 die Drüsenzellen der Epidermis, die sich bei den beiden oben genannten Arten der Erdmolche bemerken lassen und manches Eigenthümliche darbieten. Man unterscheidet daran einen bauchartigen Theil, und einen halsartigen, zwischen die Epidermisplättchen tretenden Abschnitt, endlich einen kurzen Stiel. Eine eigentliche Oeffnung ist nicht zu erkennen, sondern das obere Ende hat das Aussehen eines pfropfartigen Gebildes. Es kann auch der Halsabschnitt der Zelle über die Ebene der Haut als ein niedriger kugliger Körper hervorragen, wie wenn sich an diesem oberen Ende ein dornähnliches Cuticularkäppchen entwickelt hätte.

Die Epidermiszellen schliessen in reichlichem Maasse dunkelkörniges Pigment in sich; frei davon sind aber bei *S. maculosa* jene Zellen, welche über den gelben Hautstrecken hergehen. Die unteren Lagen der Epidermis sind es immer, wo sich das dunkelkörnige Pigment am meisten verdichtet; nach aussen tritt wieder Schwund ein, so dass selbst bei *S. atra* die obersten, sehr abgeplatteten Zellen ohne Spur von Pigment sein können.

Die untersten Zellen, welche mit Fortsätzen zwischen die Leisten der Lederhaut eingreifen, zeigen bei *S. maculosa* diese Fortsätze in einer Entwicklung, dass sie wie lange Franzen sich ausnehmen.

Ueber das Leisten- und Blätterwerk, in welches sich die Oberfläche der Lederhaut erhebt, habe ich ausführlicher an einem

---

[1]) Figur 26, *c*; Figur 21.

anderen Orte[1]) berichtet: auch erwähnt, dass ich bei den beiden Arten von *Salamandra* jene Form von Papillen auf der Lederhaut vermisst habe, welche bei Fröschen und Kröten die Tastkörperchen in sich bergen.

Alle Beachtung verdient der Bau der Drüsen. Die grössten derselben, wie sie längs des Rückens und der Flanken herziehen und schon auf den ältesten, den Salamander darstellenden Abbildungen angebracht sind, wurden zuerst von Funk[2]) näher ins Auge gefasst, dann einige Jahre später von Joh. Müller[3]) in zweimaliger Vergrösserung vorgeführt. Selbstverständlich konnte es sich in beiden Fällen nur um Wiedergabe der äusseren Form handeln und um den Nachweis, dass die Drüsen nach aussen geöffnete Säckchen seien: über den feineren Bau musste man noch mit Stillschweigen hinweggehen.

Nachdem ich selber, wenn auch zuerst nur mehr vorübergehend die histologische Zusammensetzung zu untersuchen angefangen hatte[4]), nahm ich später den Gegenstand genauer auf und gab zum ersten Mal eine Uebersicht des Baues von den grösseren Drüsen des Erdmolches[5]), wobei es mir namentlich darum zu thun war, die Muskeln und die Secretionszellen ins rechte Licht zu setzen. Um auch wieder zu zeigen, in welcher Reihenfolge die Beobachtungen über die Muskeln in der Wand der Hautdrüsen der Batrachier und der Säugethiere gemacht wurden, kam ich einige Jahre nachher wieder auf den Gegenstand zurück[6]). Vor Kurzem, auf Grund meiner Stu-

---

[1]) Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, Bonn, 1875; die obigen Gegenstand betreffenden Abbildungen habe ich dem Aufsatze: Ueber den Bau der Zehen und die Bedeutung des Fersenhöckers, angeschlossen. Jahrb. f. Morphologie 1876.

[2]) De Salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione. Berolini, 1827.

[3]) De glandul. secern. struct. penitiori. Lipsiae, 1830.

[4]) Anat.-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1852 und Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt a. Main 1857.

[5]) Molche der Württemberg. Fauna 1867.

[6]) Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikrosk. Anat. 1873. Ich hatte die aus glatten Elementen bestehende Muskellage an den Schweissdrüsen verschiedener Säuger längst beschrieben und abgebildet. Nicht ohne Lächeln konnte ich daher lesen, als Prof. Stieda durch den Mund eines

dien, verbreitete ich mich ausführlich über die Grenzhaut, die Muskellage, das Epithel, und das Secret, sowie endlich über die Oeffnungsweise der Drüsen in der Lederhaut[1]).

Bei dieser Gelegenheit wurde auch auf besonders bemerkenswerthe Verhältnisse hingewiesen, welche an den kleinen rundlichen Hautdrüsen sowohl bezüglich ihrer Oeffnung oben auf der Lederhaut zum Vorschein kamen, als auch bezüglich ihrer Muskellage. Da Beides im Hinblick auf andere Organe der Haut Bedeutung hat, so mögen zur Versinnlichung einige Abbildungen[2]) dienen, wozu ich erläuternd Folgendes bemerke:

Ist an *Salamandra maculosa* die Lederhaut von der Epidermis abgefallen, so erscheint die Mündung der Drüse nicht als ein schlichtes Loch in der Ebene der Oberfläche, sondern zunächst in Form einer randlichen Einsenkung, aus der sich wieder eine kraterförmige, kreisrund geöffnete Papille erhebt. Mulde und Papille sind noch in der unteren Hälfte pigmentirt, der mittlere Theil und die Spitze haben kein Pigment mehr.

Und was die Muskeln des Drüsenbalges anbelangt, so sind es langgezogene Spindelzellen, deren Substanz sich in homogene Rinde und körnige Achse scheidet, mit hellem länglich runden Kern und Kernkörperchen. Die Zahl solcher Faserzellen mag für das einzelne Drüsensäckchen gegen zwanzig betragen, welche in Längsreihen geordnet unterhalb der Secretionszellen liegen. Die freien Enden oder Spitzen der Muskelzellen ragen, nachdem die Epidermis abgefallen ist, aus der Oeffnung der Drüse heraus und geben von der Fläche, indem ihre Spitzen strahlig zusammenneigen, das Bild einer Fischreuse, oder noch mehr ähneln sie der bekannten Vorrichtung in der Puppenhülle des Nachtpfauenauges (*Saturnia carpini*).

Dass dieses Verhalten ein bei Urodelen verbreitetes sei, geht aus meinen andern hierüber veröffentlichten Mittheilungen hervor.

---

seiner Schüler (Inauguraldissertation 1871) aussprechen liess, dass die »Existenz der glatten Muskelfasern in den Wänden der Schweissdrüsen sowohl und in den Analdrüsen, als auch sonst in der übrigen Haut durchaus in Abrede zu stellen sei.« Vielleicht ermuntert durch das Lob, welches ich deshalb (a. a. O. pag. 632) dem Vertreter der Histologie in Dorpat gespendet, hat er es jetzt glücklich dahin gebracht, die Muskeln zu sehen, denn eine jüngst unter seiner Leitung erschienene Dissertation (Dorpat 1875) verkündet: »Der secernirende Schlauch der Schweissdrüsen hat in seiner Wand eine Lage von glatten Muskelfasern «

[1]) Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, im Archiv für mikrosk. Anat. 1876.

[2]) Fig. 5, Fig. 6, Fig. 7.

Auch habe ich nicht unerwähnt gelassen, dass gewisse aus früherer Zeit vorliegende Beobachtungen, welche das Schliessen und Oeffnen der Mündung der Drüsensäckchen innerhalb der Epidermis betreffen, in diesem anatomischen Befunde ihre Erklärung finden können.

Ueber die Hautsinnesorgane der Larven von *Salamandra maculosa* besteht noch bezüglich eines Punctes ein nicht geringer Widerspruch in den Angaben der Beobachter. Langerhans erklärt, dass er die Existenz der von Eilhard Schulze an den gleichen Organen der Larven von Triton beschriebenen homogenen äusseren Röhre einfach bestätigen könne. Malbranc, welcher wieder die Vertheilung der Organe über den Leib hin näher ins Auge gefasst hat, als es bisher geschehen war, lässt sich ebenfalls dahin vernehmen, dass er sich bezüglich der mikroskopischen Natur der Seitenorgane »vollständig« an Schulze und Langerhans anzuschliessen habe. Demnach muss man meinen, dass auch er die helle, weit vorstehende Röhre wahrgenommen hat. Doch ist es seltsam, dass er den feineren Bau der Organe, wenn auch nicht von *Salamandra*, doch von *Triton* und anderen Urodelen zeichnet, dabei aber nirgends die Röhre anbringt.

Ich habe, wie neuerdings gemeldet, die frisch geborenen Larven unseres Erdmolches abermals, um doch einmal dieser Röhre ansichtig zu werden, mit aller Aufmerksamkeit betrachtet, bin aber wieder ausser Stand gewesen, auch nur eine Spur des Gesuchten zu erblicken. Die jetzt beigegebenen Abbildungen[1]) stellen das Verhalten der Organe, wie ich es sah, dar.

Es muss sich gegenüber diesen widersprechenden Befunden um einen wechselnden Zustand des Organes und der Röhre handeln. Nach Bugnion lässt sich am erwachsenen *Proteus* und *Siredon* keine »Gallertröhre« entdecken und Malbranc bemerkt hierzu: »sie fehle hier auch in der That so gewiss, als sie bei ganz jungen, der Eihülle kaum entronnenen Larven vorhanden ist«.

Ich möchte mir vorstellen, dass das vermisste »Gallertrohr«, in sofern es, den Angaben zufolge, keine zellige Zusammensetzung hat, sondern aus einer hellen homogenen Substanz besteht, ein Gebilde

---

[1] Fig. 1, Fig. 2, Fig. 3.

sei, welches von den Zellen des Organs abgeschieden wurde und könne somit morphologisch die Bedeutung einer Cuticularbildung haben. Nach allem ist anzunehmen, dass es unter Umständen wohl entwickelt auftritt, unter anderen Bedingungen aber oder in anderen Lebensabschnitten auch völlig zurückgeht. Von dieser Ansicht geleitet, meine ich, dass der Kranz von Spitzen, welchen die Deckzellen besagter Organe da und dort aufzeigen als Rest, oder wenn man will Anfänge der Gallertröhren zu deuten wäre. Ich habe z. B. von den Bechern in der Mundhöhle der Eidechsen einen solchen »streifigen Saum, bedingt durch feine Spitzen der Zellen« erwähnt und abgebildet[1].

---

5. Gattung: *Triton*, Laur.

Species: *T. cristatus*, Laur.; *T. alpestris*, Laur.; *T. taeniatus*, Schneid.; *T. helveticus*, Raz.

Die Epidermis der Wassermolche bietet, je nachdem die Thiere während des Frühjahrs im Wasser verweilen, oder dieses Element verlassen und ihren Aufenthalt auf dem Lande genommen, bemerkenswerthe und zum Theil auffallende Verhältnisse dar. So stiess ich — und dies gab den Anlass zu weiterer Untersuchung — auf einer Herbstwanderung durch das Rhöngebirge im September 1872 beim Umlegen der Steine auf der Höhe des Ebersberges oder »Eberszwackel«, weit weg vom Wasser, auf einen *T. alpestris* und einen *T. taeniatus*, die durch ihre Haut die Aufmerksamkeit in hohem Grade erregten. Der *T. alpestris*, ein Männchen, war nicht blos schön blau bereift, sondern überdies durch ein sehr warziges Wesen ausgezeichnet. Der *T. taeniatus*, ein weibliches Thier, hatte die ihm auch sonst eigene lederbraune Farbe und war ebenfalls, doch etwas weniger, rauhwarzig.

An Ort und Stelle mit der Loupe angesehen, erschienen die Warzen bei *T. alpestris* von glänzender Oberfläche und hoben sich auch noch durch schwarze Farbe lebhaft von der übrigen blauen und zwar mattflächigen Rückenhaut ab; bei *T. taeniatus*[2] besassen die

---

[1] Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872, pag. 101, Taf. XII, Fig. 15.

[2] Vergl. Fig. 27.

Warzen einen braunen Anflug, gewissermassen einen gesättigten Ton der gelblichen Hautfarbe Indem ich mir alsdann durch die mikroskopische Prüfung die Natur der merkwürdigen Hautoberfläche verständlich zu machen suchte und nothwendig Verwandtes und Anschliessendes in den Kreis der Untersuchung zog, wurde mir jener Bau der Epidermis bekannt, über welchen ich vor Kurzem in Näherem berichtet habe und jetzt durch Abbildungen verdeutlicht werden soll. Es verdienen folgende Puncte herausgehoben zu werden:

1. Die Ursache von dem matten Aussehen der Epidermis des im Landaufenthalt aufgegriffenen *T. alpestris* und *T. taeniatus* ist ein Netzwerk von Kanten oder Leisten, welches über die freie Fläche hinzieht und dadurch entsteht, dass die Cuticularschicht der Oberhaut sich rings um die Zellen in Leisten erhebt[1], während der mittlere Theil der Zelle muldenartig einsinkt. Im optischen und wirklichen Querschnitt gibt sich dieses Leistenwesen als Zackenbildung zu erkennen. Die Haut des *Triton cristatus* bietet auch während des Verweilens auf dem Lande eine durchaus glänzende Fläche zwischen den von den Drüsen frei bleibenden Höckern dar, und in Uebereinstimmung damit mangelt denn auch das Leisten- und Zackenwesen.

2. Es kommt bei den genannten Molchen eine mir noch nicht völlig klar gewordene Höckerbildung[2] vor, in Form von rundlichen Verdickungen der Cuticula, etwa von der Grösse der Ausmündungsstellen kleinster Hautdrüsen. In Kalilauge hellen sie sich etwas auf, quellen auch wohl ein bischen an, bleiben aber sonst im Wesentlichen unverändert.

3. Bei allen unseren einheimischen Species geht eine Wärzchenbildung über die Fläche der Epidermis hin, welche auf der Anwesenheit grösserer, und auch sonst eigenartiger Zellen beruht, wovon jede ein Cuticularkäppchen über sich hat. Beim Wasseraufenthalt, während der Laichzeit, sind die Cuticularkäppchen niedrig, rundlich und glattflächig; hingegen während des Landaufenthaltes im Herbst und Winter bilden sie sich in interessanter Weise dahin um, dass sie an Höhe zunehmen und zu abgestumpften Kegeln werden, deren früher glatte Flächen jetzt Kanten und Furchen zeigen[3]. Die Zelle, welche je einen solchen Cuticularkegel abscheidet, hebt sich auch jetzt noch durch Grösse und körniges Pro-

[1] Fig. 14, Fig. 15, *a*. [2] Fig. 15, *d*. [3] Fig. 14, *b*; Fig. 15, *b*, *c*.

toplasma von den gewöhnlichen Epidermiszellen der Umgebung ab. Diese Umformung der Cuticularkäppchen vergesellschaftet sich demnach zeitlich mit der erwähnten Leistenbildung, welche von der ganzen übrigen Cuticula der Epidermis entwickelt wird.

4. Jene grösseren Höcker, welche zerstreut über den Rücken weggehen und durch stark glänzende Oberfläche von der übrigen matten Haut sich scharf abheben, entsprechen nach ihrer Verbreitung und Lage von der Schnauze bis zur Schwanzspitze den Sinneshügeln der Larven[1]). Nach ihrem Bau sind es Drüsen von rundlicher Gestalt, welche über die Hautfläche sich hervorwölben, Pigment im epidermoidalen Ueberzug haben und daher schwärzlich (*T. alpestris*) oder lederbraun (*T. taeniatus*) aussehen. Ihr Epithel sind die von mir seiner Zeit schon mehrfach besprochenen Riesenzellen, die ich für ein Zusammengesetztes halte, bestehend aus dem eigentlichen Zellenleib und zweitens dem abgeschiedenen Secret. Die Zellenmasse als Ganzes aus dem Drüsenraum herausgeschält, ähnelt einem gefurchten Ei. Die einzelne »Zelle« zeigt im erhärteten Zustande eine gewölbte Fläche, welche der Drüsenwand zugekehrt war, nach der anderen Seite hat sie kantig sich zuschärfende Flächen, mit denen sie sich den Nachbarzellen anlegt. Die eine Hälfte des Zellenkörpers ist hell und homogen, die andere körnig. In der Mündung des Drüsensackes hebt sich ein pfropfartiges Gebilde ab.

Schon ein ander Mal habe ich bezüglich des *T. cristatus* aufmerksam gemacht, dass wenn sich auch äusserlich keine »Parotis« abzeichnet, doch an der entsprechenden Stelle die Entwicklung der Hautdrüsen eine bedeutende sei. Dies mag wohl Geltung für alle Arten haben, wenigstens sieht man das Gleiche auch bei *T. taeniatus*. Auch hier sind am Nacken, da wo die Ohrdrüse zu suchen wäre, und obschon äusserlich kein Wulst zugegen ist, doch abermals unter der Haut die Drüsensäcke von grösserer Entwickelung und stehen dicht gehäuft. Ihr Inneres wird von den Riesenzellen eingenommen.

---

[1]) Fig. 27, *b*; Fig. 14, *c*.

Die Lederhaut der in Rede stehenden Gattung ist in ihrer Gesammtheit dünner als bei Fröschen und Kröten. Auch erscheint sie wie jene der anderen Urodelen, da die subcutanen Lymphräume zu mikroskopisch kleinen Spalten herabgesunken sind, der Muskulatur des Stammes unmittelbar angeheftet.

Um an den Sinnesorganen der Haut die Gallertröhren und die langen Borsten mir zur Anschauung zu bringen, hatte ich die Larven von *T. helveticus* im Zimmer gezüchtet, aber auch diesmal, an jüngeren Larven so wenig wie an älteren, was schon anderwärts berichtet wurde, eine Spur der Röhren und der eingeschlossenen langen Borsten zu Gesicht bekommen[1]. »Die Oeffnung der Organe ist von etwas Pigment umfasst, welches in den Deck- oder obersten Epidermiszellen liegt: aus dem Innern hebt sich ein Ballen oder Kegel von Zellen ab, die von länglich birnförmiger Gestalt, schon im frischen Zustande sich durch körnigen an die Schleimzellen erinnernden Inhalt von ihrer ebenfalls zelligen Umgebung abgrenzen. Blickt man auf die Oeffnung des Organs, also gewissermassen auf die Köpfe der erwähnten Zellen, so erscheint eine Reihe etwas glänzender Ringe, die bei anderer Einstellung sich in feine Spitzen ausziehen«.

Ueber die Entwicklung gedachter Sinnesorgane herrscht noch mancherlei Unklarheit. Das erste Auftreten sah ich an Larven von 3—4‴ Länge, welche noch nicht aus der Eihülle geschlüpft waren, und wobei alle Zellen des Körpers noch voll von Dotterkügelchen sich zeigten. Diese Spuren von Sinnesorganen ragen nicht über die Haut hervor, sondern liegen in der Substanz der Epidermis. Ein anderer Beobachter v. Török[2] will hingegen die erste Anlage der Organe beim Axolotl als Hervorragungen der Epidermis erkannt haben; nach ihm lassen sich an Durchschnitten der Haut an der freien Oberfläche der äusseren Zellenlage von Stelle zu Stelle knospenartige Hervorragungen bemerken, die sich als einzelne auffallend vergrösserte Zellen erweisen: ihre spätere Entwicklungsgeschichte liefere den Beweis, dass die Zellen die ersten Anlagen der Organe des sechsten Sinnes seien. Ohne von dieser Mittheilung etwas zu

[1] Fig. 25.

[2] Centralblatt der medicinischen Wissensch. N. 17. 1874. pag. 259.

wissen, habe ich ebenfalls auf Höcker[1] der Haut aufmerksam gemacht, welche bereits an den bezeichneten ganz jungen Larven deutlich sich abheben und je einen Büschel langer Wimperhaare tragen. Hierbei machte ich bemerklich, dass man auf den Gedanken kommen könne, ob nicht die Beulen die Vorläufer obiger Sinnesorgane seien, besonders auch deshalb, weil sie eine gewisse Abgrenzung gegen das übrige Epithel zeigten. Allein diese Ansicht ist zu verwerfen, weil die Höcker nicht blos am Kopf, an der Seite des Leibes und Schwanzes stehen, sondern auch an den Kiemen und an allen diesen Stellen sind sie die Träger langer Cilien, während das übrige Hautepithel nur kurze und äusserst feine Wimperhärchen besitzt. Und dass wirklich kein genetischer Zusammenhang zwischen diesen durch Grösse und lange Wimperbüschel ausgezeichneten Zellen der Haut, in deren Innerem neben den Dotterkugeln, im Protoplasma, sich Secretblasen oder Vacuolen gebildet haben, besteht, thun etwas weiter entwickelte Larven dar, bei welchen die Sinnesorgane viel mehr entwickelt daher durchaus kenntlich sind und doch zugleich mit ihnen die besagten Höcker noch fortdauern.

Einwenden liesse sich jedoch immerhin gegen Voranstehendes, dass, insofern der genannte Autor nichts von Cilienbüscheln auf den Hervorragungen meldet, noch nicht festgestellt werden könne, ob die beiderlei zur Sprache gebrachten Höckerbildungen in der That ein und dasselbe seien.

---

6. Gattung: *Salamandrina*, Fitz.

Species: *S. perspicillata*, Savi.

An diesem den Apennin bewohnenden Thiere bemerkt schon das freie Auge, dass hier die Haut keineswegs das glatte und glänzende Wesen wie bei *Salamandra* hat, sondern über den ganzen Körper weg grieselig oder körnig ist. Die weitere Untersuchung zeigt, dass die gröbere Körnelung jener von *Triton* entspricht, welche während des Landaufenthaltes durch die hervorstehenden Drüsen zu Wege kommt; jeder der kegelförmigen Höcker[2] enthält eine Drüse, deren Mündung auf dem Gipfel des Hügels liegt.

Die Cuticula der Epidermis erhebt sich an den Zellenrändern

---

[1] Fig. 24, Fig. 23. [2] Fig. 28, *a*, *b*.

in Leisten[1]; nach unten entwickelt sie an vielen Stellen Verdickungen, welche als rundliche Körper von gelblicher Farbe und glänzendem Wesen sich scharf abheben[2].

An der Lederhaut unterscheidet man als oberste Lage eine helle homogene Randzone, hinter welcher dann das Pigment beginnt. Der Saum wölbt sich von Stelle zu Stelle halbkuglig vor, wie zu einer Art besonderer Papillen[3]. Eine solche Wölbung birgt im Innern einen rundlichen Körper, dessen hinteres Ende, weil ins Pigment eingesenkt, nicht bestimmt werden kann, aber vielleicht sich zuspitzt, so dass der Körper im Ganzen die Birnform haben mag. Bezüglich des Weiteren verweise ich auf die früheren Mittheilungen.

Aus meinen Untersuchungen zog ich im Hinblick auf die Stellung welche man bisher der Gattung *Salamandrina* im System gegeben hatte, den Schluss, dass sich dieselbe nach der Beschaffenheit der Haut entschieden von der Gattung *Salamandra*, der man sie früher angereiht, entferne und sich der Gattung *Triton* nähere.

In neuester Zeit hat Wiedersheim[4] eine schöne von zahlreichen Abbildungen begleitete Schrift über unser Thier herausgegeben und kommt auf Grund ausgedehnter anatomischer Studien, namentlich des Skelets, ebenfalls zu dem Schluss, dass sich *Salamandrina* zunächst an *Triton* anschliesst, und als höchst entwickelte Form der Amphibien überhaupt aufzufassen sei, ja im Schädelbau Beziehungen zu den Reptilien darbiete. Bezüglich des Baues der Haut werden die grossen Papillen erwähnt, welche je eine Drüse aufnehmen; dann die mächtige Entwicklung der Epidermisschicht hervorgehoben, welche der Grund sei, dass das kaum gestorbene Thierchen, statt zu verfaulen, schnell austrocknet und mumificirt. Das Pigment liege am Rumpf im Corium, am Nacken und Kopf jedoch in den Epidermiszellen. Die von mir angezeigten Leisten und Verdickungen der Cuticula, sowie die eigenartigen Körperchen in der Grenzschicht der Lederhaut hat Wiedersheim nicht erwähnt.

---

[1] Fig. 17, *a*. [2] Fig. 16, *a*; Fig. 17, *b*. [3] Fig. 4.

[4] Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen. Annali del Museo civico di Genova, Vol. VII. 1875.

Beilage. Ich habe bereits an anderen Orten[1] aufmerksam gemacht, dass das lockere Bindegewebe in der Haut gerade bei Wassermolchen durch zellige Structur sich den Epithelien nähere. Dies sehe man namentlich an der Schwanzflosse von *Triton*, nachdem die Epidermis abgehoben, sehr deutlich, indem unter der Oberhaut ein Bindegewebe folge, das durch zahlreiche Kerne und dazu gehöriges Protoplasma »nahezu das Aussehen und die Beschaffenheit von Epithel annimmt«. Es deutet uns dieses Verhalten an, dass nicht immer eine scharfe Grenze zwischen epithelialem Gewebe und dem Bindegewebe zu ziehen sei, wie ja auch nach früheren Mittheilungen von mir eine solche Scheidungslinie bei Atrhropoden keineswegs sich überall erhält.

Bei einem Reptil, dem *Phyllodactylus europaeus*, erscheint diese zellige Bindegewebslage der Haut in besonderer Weise umgebildet, worüber ich ebenfalls nach Untersuchungen an einem Weingeistexemplar schon berichtet habe und jetzt durch eine Abbildung[2] erläutere. Ein Stückchen der abgezogenen Haut dieses zarten Geckotiden zeigt dem ersten Blick blasige Abgrenzungen oder regelmässig gestellte Räume im Bindegewebe, zugleich aber rundliche Kerne, welche zu den Räumen Bezug zu haben scheinen. Bei Anwendung der gebräuchlichen Untersuchungsmethoden stellt sich fest, dass die blasigen Abgrenzungen grosse Zellen sind, wozu wieder je einer der rundlichen Kerne gehört: dem hellen eiweissartigen Inhalt der Zelle kann ein oder das andere Fettklümpchen beigemengt sein. Man könnte sagen: Dieses Bindegewebe hat den Character von Fettzellgewebe, aber ohne Fettkugeln. Gegenüber von dem zelligen weichen Bindegewebe, welches sich in grosser Menge entwickelt hat, sind die wagerechten, derben Lagen der Lederhaut sehr zurückgewichen.

Vielleicht gleichzeitig mit mir hat Wiedersheim[3] den *Phyllodactylus europaeus* untersucht und zwar im lebenden Zustande. Die Haut sei so dünn und durchscheinend, dass an dem gegen das Licht gehaltenen Thier eine ganze Anzahl von Eingeweiden durchschimmert.

---

[1] Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XII. und: Ueber die Schwanzflosse, Tastkörperchen und neue Endorgane der Nerven bei Batrachiern, ebendaselbst Bd. XII.

[2] Fig. 30.

[3] Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli der Ascalaboten im Allgemeinen. Zugleich als zweiter Beitrag zur Inselfauna des Mittelmeeres. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I.

Bezüglich der Epidermis wird der auch von mir[1] beschriebenen feinen Cuticularhärchen gedacht, welche sich über alle Höcker der Hand und Fusssohle hinerstrecken und zuletzt zu feinen Körnchen herabsinken. WIEDERSHEIM findet sie namentlich an der Unterseite des Schwanzes vertreten »wo die einzelnen Schuppen geradezu damit besät sind«. Der Schwanz dient als ein »Greif- und Aufhängeorgan«. Interessant ist auch die Mittheilung, dass unser Thier einem beständigen Farbenwechsel unterworfen ist: derselbe könne so plötzlich eintreten, dass man oft, nachdem man das Thier einen Augenblick aus dem Gesicht gelassen habe, in Zweifel gerathe, ob man das früher beobachtete Exemplar immer noch vor Augen habe. Der Farbenwechsel lasse sich auch durch künstliche Mittel, z. B. Tabaksrauch, hervorrufen und stehe also jedenfalls unter dem Einfluss des Nervensystems.

Bezüglich des so breiten Schwanzes mancher Geckotiden habe ich vor Kurzem[2] berichtet, dass Fettgewebe es sei, welches die Schwanzwirbelsäule umhüllend die merkwürdige, mitunter wie blattförmige Gestalt dem Organe ertheilt. Es war unter Anderen auch gegenwärtige Art, die ich auf diesen Punct untersuchte. Der Querschnitt des Schwanzes zeigt eine dicke Lage von Fettzellgewebe, welches um den Skelettheil herumziehend die Schwanzmuskulatur weit nach aussen drängt. Weiss man, dass Fettgewebe das Bedingende dieser auffälligen Form ist, so begreift man das individuelle Schwanken, welches nach WIEDERSHEIM der Theil zeigt: denn einmal ist er kräftig walzenförmig entwickelt bei beiden Geschlechtern und die Verdickung kann ganz plötzlich erfolgen, oder es kann auch wieder diese Auftreibung völlig fehlen, der Schwanz ist von einfach pfriemenförmiger Gestalt.

---

2. Die Verwandtschaft der Hautsinnesorgane mit Hautdrüsen.

Gestützt auf meine Beobachtungen über den Bau der Organe eines sechsten Sinnes habe ich mehrfach die Ansicht geäussert, dass

---

[1] a. a. O. pag. 103 (Separatausgabe).

[2] Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XII.

die in Rede stehenden Bildungen in nahe Verwandtschaft zu Organen treten, welche als Hautdrüsen schlechthin aufgefasst werden. Obschon nun die Gründe, auf welche ich mich berufen, im Einzelnen von mir wiederholt dargelegt wurden, ist es doch vielleicht nicht unzweckmässig, einige Puncte noch einmal zur Sprache zu bringen.

Indem wir uns hierbei die wesentlichen Züge des Baues vergegenwärtigen, so erscheinen gedachte Hautsinnesorgane als unzweifelhafte Umbildung gewisser Partien der Epidermis und sind hierin ganz gleich den Hautdrüsen, insofern auch letztere diesen Ursprung haben.

Die Elemente zerlegen sich in die obersten oder Deckzellen, welche sich nicht von den gewöhnlichen Plattenzellen der Epidermis unterscheiden.

Dass ich mir die von Andern wahrgenommene »Gallertröhre« als Cuticularbildung dieser Zellen denke und den Borsten- und Härchenbesatz am Rande der Organe bei Säugern und Eidechsen als stellvertretend für das Gallertrohr, kam oben zur Sprache. Doch räume ich gern ein, dass, weil über die Entstehung der Röhre noch keine Beobachtungen vorliegen, auch die Annahme einstweilen zugelassen werden darf, dass die Gallertröhre eine Abscheidung der inneren Zellen des Organes sein möge.

Schon mehr im engeren Sinne gehören den Organen jene Elemente an, welche man als Stützzellen, auch als Mantelzellen unterschieden hat. Sie bilden unterhalb der Deckzellen die Seitenwand des Organes und sind dadurch entstanden, dass tiefer liegende Epithelzellen spindelförmig, ja nahezu faserähnlich auswachsen.

Manche Beobachter wollen diese Mantelzellen zerlegen in die eigentlichen Stützzellen und in die Nervenendzellen oder Stäbchenzellen. Mir gelingt es nicht eine solche Unterscheidung durchzuführen, man müsste denn einzelne durch Reagentien etwas stark veränderte Stützzellen, also künstlich veränderte Gewebstheile, für eigenartige und typische Elemente erklären wollen. Soweit meine Erfahrung geht, sind sämmtliche Mantelzellen von einerlei Art und gehören jedenfalls nicht zu den Zellenformen, welche man als »Neuroepithelien« aufgestellt hat.

Unter den Begriff, den die letztere Bezeichnung ausdrücken soll, lässt sich aber jene von den Mantel- oder Stützzellen umschlossene Zellengruppe, welche ich als inneren Ballen oder Kegel des Organs aufgeführt habe, bringen. Ebengedachte Elemente machen in gewissem Sinn den wesentlichen Theil der Sinnesbecher aus und stimmen darin überein, dass sie am freien Ende zugespitzte

Fortsätze, Borsten und Fäden aus sich hervorgehen lassen. Die Härchen, Stifte und Knöpfchen als eigentliche Fortsätze der Zellsubstanz zu betrachten, wie Andere wollen, halte ich für unrichtig, weil sie abgesetzt sind vom Protoplasma der Zellen, eine andere Lichtbrechung darbieten und etwas Wechselndes in der Entwicklung und in dem Vorkommen zeigen.

Ausser den Gründen, welche dieser Auffassung das Wort reden und von mir anderwärts[1] vorgebracht wurden, kommt hinzu, dass die »Sinneshaare« bei den Geckotiden[2] zu wirklichen Cuticularhaaren werden. Die Hautsinnesorgane der eben genannten Familie sind durch ein homogenes Deckelchen geschlossen, und auf diesen erheben sich die Borsten, bald nur eine einzige, bald mehrere. Aber was die Borsten ebenso gut, wie das helle kreisrunde Deckelchen, welches die Oeffnung des Organs zuschliesst, auszeichnet, ist die Widerstandskraft, welche sie gegen Kalilauge an den Tag legen und ihnen wohl nur deshalb zukommt, weil sie die Natur hart gewordener Abscheidungen angenommen haben. Es sei daran erinnert, dass die glashelle Gallertmasse in den »Schleimröhren« der Selachier, und ebenso die Körperchen in den Schleimsäcken der Myxinoiden Zellenabscheidungen in grossem Massstab darstellen.

Ueber die Elemente des zelligen Innenkörpers und in wiefern dieselben den Schleim- oder Drüsenzellen verwandt sind, sowie in welchen Puncten sie sich von jenen unterscheiden, habe ich in der Abhandlung: Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen[3] das Einzelne erörtert, und erlaube mir daher auf das, was dort über die Schleimzellen der Natter und der Blindschleiche gesagt wird, zu verweisen.

---

[1] z. B. in der Abhandlung: Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.

[2] Ueber die von CARTIER und mir vor Kurzem erwähnten Sinnesorgane der Haut bei Geckotiden, welche ich an Hemidactylus, Gymnodactylus geckoides, Platydactylus mauritanicus und Phyllodactylus europaeus untersuchte, lege ich eine Zeichnung (Fig. 31), welche sich auf die letzgenannte Art bezieht, bei. Die Organe finden sich am Rücken bald sehr vereinzelt, dann aber auch wieder zu fünf und sieben beisammen, selbst auf den Höckern der Hand- und Fussfläche stehen sie zahlreich. Auch WIEDERSHEIM a. a. O. gedenkt ihrer, wenigstens der »grösseren Cuticularhaare«.

[3] Archiv f. mikr. Anat. Bd. VIII.

Und so mag weiter und besonders hervorgehoben sein, dass wenn wir auf die Zusammensetzung der Hautsinnesorgane blicken und zugleich jene Art von Hautdrüsen, wie ich sie bei *Salamandra* beschrieben, daneben betrachten, uns in der Gliederung und Schichtung der die beiderlei Organe zusammensetzenden Theile Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Sinnesorganen und der Drüse ganz unverkennbar entgegen treten.

In gedachten Drüsen erscheinen die von der bindegewebigen Grenzhaut umschlossenen Zellen von zweierlei Art: nach einwärts liegen die eigentlichen Secretionszellen, nach auswärts die Muskelzellen. Letztere sind nach Lage und Form den Stütz- oder Mantelzellen der Sinnesbecher zu vergleichen und ebenso ungezwungen die Secretionszellen dem zelligen Innenkörper. Es steht ausser Zweifel, dass die Mantelzellen der Hautdrüsen das Vermögen besitzen sich zusammenzuziehen, und bezüglich der Hautsinnesorgane habe ich längst auf physiologische Erscheinungen aufmerksam gemacht, welche nur dadurch verständlich werden, wenn wir eine Contractilität der Mantelzellen annehmen.

Unterschiede zwischen diesen Hautsinnesorganen und den Hautdrüsen bestehen darin, dass die ersteren höher in der Haut und zwar in der Epidermis liegen, so dass sie nur mit dem unteren Ende der Lederhaut aufsitzen. Die letzteren hingegen sind tiefer gelagert, in einer Einsenkung der Lederhaut, und es zieht sich daher eine bindegewebige Begrenzung ringsherum; ferner die Abscheidung des inneren Zellenballens nimmt die Form von Stiften oder Stäben oder auch haarähnlicher Bildungen an.

Hinwiederum liefert für die Ansicht, dass eine Verwandtschaft zwischen den beiderlei Organen bestehe, in gewissen Fällen das Aussehen des Secretes einen Anhaltspunct. Ich hatte beobachtet, dass bei *Triton* in der Mündung jener Drüsen, welche während des Landaufenthaltes als dunkle, stark glänzende Höcker hervorragen, sich ein glashelles pfropfartiges Gebilde abhebe, wie es an ähnliche Verhältnisse bei den Sinnesbechern der Schlangen erinnere. Und dass gerade in der Klasse der Reptilien die Hautsinnesorgane den echten Drüsen in unverkennbarer Weise sich nähern, zeigen meine Darlegungen z. B. über *Anguis fragilis* [1].

Auch ein physiologisches Verhalten sei hier noch an dieser

---

[1] Archiv f. mikr. Anatomie Bd. VIII pag. 668.

Stelle ins Gedächtniss zurückgerufen. Die Haut der Eidechsen und Blindschleichen, bekanntlich mit Ausnahme der Schenkelporen drüsenlos, entwickelt unter gewissen Umständen einen besonderen Geruch, der aus den Sinnesbechern herzustammen scheint[1]. Bezüglich mancher Gecko's wird angegeben, dass sie phosphoresciren, und wenn wir den Bau der Haut uns vergegenwärtigen, so können nach Analogie mit phosphorescirenden Batrachiern wieder nur die Abscheidungen aus den Hautsinnesorganen in Betracht gezogen werden, da abermals eigentliche Hautdrüsen fehlen.

Und so gelange ich in Erwägung von Allem, was die bisherigen Untersuchungen zu Tage gefördert, zu folgenden Schlussbetrachtungen:

Die Hautsinnesorgane und die Hautdrüsen entstehen als zellige Partien, welche sich von der Epidermis abgrenzen. Die Rinde oder der Mantel des Zellenkörpers gestaltet sich bei den Sinnesorganen zu den sogen. Stützzellen, bei den Hautdrüsen zu den muskulösen Faserzellen. Die Mitte oder der Kern der zelligen Anlage wandelt sich zu den wesentlichen, gewissermassen specifischen Elementen der beiderlei Organe um: bei den Hautdrüsen zu den Secretions- oder Epithelzellen, bei den Hautsinnesorganen zu den »Sinneszellen«. Die letzteren kommen über das Ende von Nervenfasern zu liegen und wahrscheinlich besteht ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen Nerv und Zelle. Nachgewiesen oder wirklich gesehen ist freilich bis zur Stunde dieser Zusammenhang noch nicht; aber er ist, auch in Anbetracht dessen, was wirbellose Thiere erkennen lassen, in hohem Grade wahrscheinlich. Und insofern eine Zelle von den Eigenschaften einer Drüsenzelle sich mit dem Ende eines Nerven verbindet, bleibt immer noch Grund zu der Annahme, »dass in obigen Sinnesorganen neben der empfindenden Thätigkeit auch eine secretorische stattfindet«.

Anhang.

Die Wahrnehmungen über den feineren Bau der Hautdecke, wie sie im Obigen niedergelegt sind, haben zum Theil auch einen gewissen Bezug zur Frage nach dem Verhalten des Lymphgefäss-

[1] Vergl. die in Deutschland lebenden Arten der Saurier pag. 101.

systems an der äussersten Umgrenzung des Körpers, weshalb ich mir gestatte, hierüber anhangsweise noch einige Worte zu äussern. Ich habe zuerst und zwar schon vor langer Zeit die Ansicht ausgesprochen und begründet, dass die Lücken und Spalträume im Bindegewebe dem Lymphgefässsystem angehören[1]. Fortgesetzte Beobachtungen weisen darauf hin, dass in den feinen Hohlgängen oder Bindegewebskörpern nicht blos Gewebssaft und Lymphe zugegen ist, sondern daneben an gewissen Stellen zugleich auch contractile, hüllenlose Zellen und selbst Züge lockeren Bindegewebes. Man darf sich hierbei vorstellen, dass, ähnlich wie in einem grossen Lymphraume verschiedene darin eingebettete Organe und Gewebe von Lymphe umflossen oder umspült werden, dasselbe bereits in den Anfängen des Lymphgefässsystems geschehen mag.

Das Thatsächliche, welches mich zu dieser Bemerkung veranlasst, ist die Erfahrung, dass die beweglichen Farbzellen oder Chromatophoren der Lederhaut innerhalb der als »Bindegewebskörper« bezeichneten Lücken sich befinden. Der Grenzsaum der letzteren und die Begrenzungslinie der ersteren sind zwei von einander verschiedene Dinge, wie ich das zuletzt noch von der Haut der Schlangen näher erörtert und abgebildet habe[2]. Und ich habe nach und nach die Ueberzeugung gewonnen, dass die fein granulären Zellen z. B. in den »Bindegewebskörpern« der Hornhaut gleich sind den Chromatophoren: auch sie sind hüllenlose und contractile Protoplasmaballen wie die letzteren, und unterscheiden sich von diesen nur durch den Mangel der Pigmentkörnchen. In Berücksichtigung solcher morphologischer Befunde dürfte wohl eines Tages das »contractile Bindegewebe« wieder zu einigem Rechte gelangen.

Und was den anderen Punct anbelangt, die Gegenwart von Zügen lockeren Bindegewebes in den Spalträumen, so sah ich zuerst bei der histologischen Untersuchung der Giftdrüsen einer *Vipera berus*, dass in den Lücken oder »Bindegewebskörpern« der derben Haut der Drüse das kernähnliche Gebilde nicht ein eigentlicher Kern ist, sondern den Durchschnitt eines, die Spalträume der derben Lagen durchziehenden Strängchens von lockerem Bindegewebe darstellt.

---

[1] Vergl. Lehrbuch der Histologie 1857, und: Vom Bau des thierischen Körpers, 1864 z. B. pag. 50.

[2] Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien, Archiv für mikrosk. Anat. Bd. IX pag. 23.

Das Gleiche kam an der Lederhaut der Batrachier zum Vorschein. Dort werden die derben, wagerechten Lagen von einem weichen lockeren Bindegewebe in bestimmter, von mir näher bezeichneten Weise durchsetzt. Hierbei treten in die feineren Spalträume die letzten Verbreitungen dieses lockeren Bindegewebes ein und täuschen auf den ersten Blick Nuclei vor, bis man bei scharfem Zusehen inne wird, dass der »Kern« der optische Schnitt eines Bündels feiner, auseinander strahlender Fasern (oder Falten?) ist[1]. Da nun in der Lederhaut das lockere weiche Bindegewebe, wie auch sonst im Körper, mit den Blut- und Lymphgefässen in näherer Beziehung steht, so möchten wohl die Züge in den »Bindegewebskörpern« ebenfalls gedachten Systemen zuzurechnen sein.

Es bleibt durchaus beachtenswerth, dass wirkliche zellige Elemente hauptsächlich im lockeren Bindegewebe enthalten sind, so die erwähnten Chromatophoren und die ihnen entsprechenden pigmentlosen, aber ebenfalls contractilen Zellen in der Substanz der Hornhaut. Ferner die Fettzellen, sowohl solche, die wirklich fetthaltig sind, als auch die fettlosen zelligen Elemente können im lockeren Bindegewebe so zahlreich sein, dass sie nach ihrer Lage und der Form des Kernes selbst ein Epithel vorspiegeln, wie ich hierzu Fälle beschrieben habe.

Eine besondere Art Zellen des lockeren Bindegewebes sind die Zellenhaufen zwischen den Samencanälchen des Hodens der Reptilien und der Säugethiere. Ich habe dieselben zuerst beschrieben und als einen constanten Bestandtheil im Säugethierhoden angezeigt, was ich mir in Erinnerung zu bringen erlaube, insofern man Anderen, die durch mich aufmerksam gemacht, Jahre nachher dieser Elemente gedenken, die erste Beobachtung gegenwärtig allgemein zuschreibt. In der Abhandlung: Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere, Zeitschrift für wissensch. Zoologie 1850, berichtete ich vom Hoden der Chiropteren (pag. 9), dass sich zwischen den Samencanälchen besondere Elementartheile befänden. Es seien die zwischen den Samencanälchen hinlaufenden Capillargefässe stellenweise mit zellenähnlichen,

---

[1]) Fig. 8.

rundlichen, zart contourirten, hin und wieder stielförmig ausgezogenen und mit einer feinkörnigen gelben Masse angefüllten Gebilden besetzt. Und ich fügte gleich die Bemerkung bei, dass ähnliche Körper in verschiedener Menge im Hoden aller von mir untersuchten Säugethiere sich fänden. Ich kam dann bei Besprechung des Hodens vom Maulwurf, des Katers, des Ebers darauf zurück, beim letzteren Thier (pag. 39) ausdrücklich erwähnend, dass das chocoladenfarbige Aussehen, welches der Durchschnitt für's freie Auge zeige, von dieser Zellenmasse herrühre; beim Pferd (pag. 38) verliehen diese Klumpen zelliger Elemente der Hodensubstanz eine kaffeebraune Farbe. Zuletzt (pag. 47) sprach ich mich in folgender Weise aus: »Aus der vergleichenden Histologie des Hodens hat sich ergeben, dass ausser den Samencanälchen, Gefässen und Nerven sich noch ein constanter Bestandtheil im Säugethierhoden findet, eine zellenähnliche Masse nämlich, welche, wenn sie nur in geringer Menge vorhanden ist, dem Laufe der Blutgefässe folgt, die Samencanälchen aber allenthalben einbettet, wenn sie an Masse sehr zugenommen hat. Ihr Hauptbestandtheil sind Körperchen von fettartigem Aussehen, in Essigsäure und Natrum causticum unveränderlich, farblos oder gelblich gefärbt; sie umlagern helle, bläschenförmige Kerne und ihre halbflüssige Grundmasse mag sich auch wohl zu einer Zellenmembran verdichten, wenigstens zieht bei manchen Säugethieren um den ganzen Körnchenhaufen eine scharfe Contour, auch ist bisweilen der ganze Habitus so, dass man von einer fertigen Zelle sprechen kann.«

Lange Zeit nachher, als ich mich mit dem Bau der einheimischen Eidechsen beschäftigte und die einschlägigen Schriften durchging, stiess ich in R. Wagner's »Fragmenten zur Physiologie der Zeugung« auf eine noch frühere Erwähnung der gedachten Elemente. Der Verfasser sagt, es kämen im Hoden der Eidechsen einzelne, ganz goldgelbe, sehr dunkelkörnige Körper vor, auch zuweilen haufenförmig verbunden, die man am ersten den gelben Fett- und Oelbälgen in der Iris der Ohreule vergleichen möchte. Aber Wagner irrt darin stark, dass er die Lage dieser Zellen ins Innere der Hodencanälchen zwischen die Samen erzeugenden Zellen versetzt, während sie in Wirklichkeit zwischen den Hodencanälchen sich hinziehen [1]).

[1]) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier 1872. pag. 139.

Aus meinen auf den Bau des Lymphgefässsystems hinzielenden Beobachtungen gestatte ich mir noch zwei Angaben zu wiederholen, welche sich jetzt an Mittheilungen anderer Forscher theilweise anschliessen lassen. Ich hatte bei Amphibien und Reptilien gefunden, dass die Nerven in Lymphscheiden stecken, so z. B. die Nerven der Lippendrüsen der Schlangen und die Nerven des Brusthautmuskels des Frosches[1]). Die damals geäusserte Vermuthung, dass dieser Bau ein dem peripherischen Nervensystem allgemein zukommender sein möge, hege ich gegenwärtig noch.

Dann versuchte ich zweitens Poren oder Intercellulargänge der Epidermis mit dem Lymphgefässsystem in Beziehung zu bringen. In dem Bestreben diese Lücken zu deuten, habe ich zwar nicht immer dieselbe Ansicht festgehalten, möchte aber jetzt nach erneuerter Prüfung glauben, dass in der That die »Poren« nicht von einerlei Art sind, obschon ich mich noch ausser Stande fühle, sie von einander im einzelnen Falle mit Sicherheit zu unterscheiden. Nach meiner einstweiligen Kenntniss dürfte anzunehmen sein, dass

1) ein Theil dieser Intercellularräume denn doch jenen von mir bei Weichthieren (Cyclas, Limax, Helix) und Würmern (Stylaria) beschriebenen Oeffnungen im Epithel gleichwerthig sind, welche zwischen den Zellen hindurch in die Blut- und Lymphräume führen. Ich kehre so wieder zu meiner früheren Deutung zurück, dass auch für die Haut der Batrachier, welche Wasser in bedeutender Menge aufzusaugen im Stande ist, diese Lücken, ausser den unsern Instrumenten nicht erreichbaren feinsten Gewebsporen, die Zugangscanäle zum Ein- und Auslassen von Flüssigkeit sind. Im Epithel des Bauchfelles wurden auch von Anderen Oeffnungen wahrgenommen, welche ins Innere der Lymphräume führen.

Hierher gehören wohl auch die vor Kurzem von zwei schwedischen Beobachtern beschriebenen »eigenthümlichen Canäle« im Epithel der Schleimhaut der Nase der Säugethiere, welche die in die Lymphräume getriebene Injectionsmasse bis auf die Oberfläche des Epithels gelangen lassen. Und somit liegt jetzt schon eine Reihe von Wahrnehmungen vor, dass sowohl bei niederen als auch bei höheren Thieren für die Aufnahme von Stoffen zwischen den Zellen der äusseren Haut, der Schleim- und serösen Häute ausgebildete Intercellularräume bestehen, welche in die Lymph-, bei niederen Thieren

---

[1]) Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. pag. 108.

auch in die Bluträume führen. Auf solche Weise würde die Annahme von »exhalirenden Gefässen«, welche die alten Anatomen und Physiologen auf verschiedenen Schleim- und serösen Häuten sich öffnen liessen, wieder zu Ehren gelangen.

2) Eine andere Gruppe der Löcher scheint den Halsabschnitt der Drüsenzellen aufzunehmen. Diese kleinen, flaschenförmigen Zellen sind nicht gleichmässig über die ganze Haut verbreitet, sondern nur in bestimmter Vertheilung.

3) Endlich gibt es Lücken in den Zellen selber, welche ich den Lücken, wie sie in der Substanz der farbigen Blutkörperchen von Frosch und Salamander zur Winterszeit auftreten, an die Seite setze und ebenso unter Anderm die lufthaltig werdenden Hohlräume in Epidermiszellen der Reptilien. Sie entstehen durch Schwund der Substanz und scheinen einen rückgängigen Lebensact auszudrücken.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Hautsinnesorgan einer Larve von *Salamandra maculosa* im frischen Zustande.

a. die Spitzen der Innenzellen, welche zusammen eine Art von Kamm vorstellen.

Fig. 2. Hautsinnesorgan der Larve von *Salamandra maculosa*, ebenfalls frisch und ohne Zusatz untersucht.

a. Die Spitzen der Innenzellen stehen in zwei Längsreihen.

Fig. 3. Hautsinnesorgan der Larve von *Salamandra maculosa* aus der Haut des Kopfes, mit Ueberosmiumsäure, dann Glycerin behandelt.

a. die Innenzellen,

b. die Stifte, welche in einfacher oder mehrfacher Zahl aus ihnen hervorgehen.

Fig. 4. Ein Stück der Lederhaut mit umgeschlagenem Rande von *Salamandrina perspicillata*. Es erheben sich helle Warzen (Nervenenden?) aus der Pigmentzone. (Vergl. hierzu Fig. 28 auf Tafel XXI.)

Fig. 5. Oeffnung einer Hautdrüse nach Entfernung der Epidermis, von der Stirnhaut der *Salamandra maculosa*.

a. Die contractilen Elemente, welche aus der Oeffnung hervorragen;

b. ein Kreis von Blutcapillaren, in einiger Entfernung die Drüsenmündung umziehend;

c. Pigment in characteristischer Vertheilung.

Fig. 6. Lederhaut der Zehe, entblösst von der Epidermis, im Längsschnitt von *Salamandra maculosa*.

a. zwei Drüsen;

b. die contractilen Elemente aus der Oeffnung der Drüse hervorstehend; an der Drüse rechts sind die reifartig geordneten Muskeln auch in weiterem Umfang sichtbar;

c. die Secretionszellen, welche nach tiefer Einstellung klar werden.

Fig. 7. Die Mündungsstelle der Drüse der Figur 5 bei starker Vergrösserung:

a. die strahlig angeordneten Muskeln,

b. das Ende derselben aus der Oeffnung hervorragend.

Fig. 8. Stückchen Lederhaut von *Bufo calamita*:
a. scheinbare Kerne in den »Bindegewebskörpern«, welche sich als optische Querschnitte von Faserzügen erweisen.

Fig. 9. Von *Menopoma giganteum* einer der Wülste oder Blutcapillaren, welche frei auf der Oberfläche der Haut hervorragen, in histologischer Darstellung. (Vergl. Fig. 10 und 11 auf Tafel XIX.

Tafel XIX.

Fig. 10. Von *Menopoma giganteum* senkrechter Schnitt durch zwei Sinneshügel der Haut und dem von ihnen eingeschlossenen Sinnesorgan.
a. die frei auf den Hügeln sich erhebenden Blutcapillaren.

Fig. 11. Oberfläche der Haut von *Menopoma giganteum*, bei geringer Vergrösserung.
a. Oeffnungen von vier Drüsen;
b. die Erhebungen der Blutcapillaren über die Oberfläche als geschlängelte Wülste.

Fig. 12. Theil des Sinneshügels von *Menopoma giganteum*, bei stärkerer Vergrösserung.
a. Epidermis;
b. das umschlossene Organ.

Fig. 13. Sinneshügel von *Menopoma giganteum*, ohne Epidermis und bei geringer Vergrösserung.
a. die frei sich erhebenden Blutcapillaren, welche als Falten über die Oberfläche hinziehen.

Tafel XX.

Fig. 14. Ein Abschnitt der Rückenhaut von *Triton taeniatus*, Weibchen, während des Landaufenthaltes.
a. Leisten- und Zackenbildung auf der freien Fläche der Epidermis:
b. pyramidale Höcker;
c. pigmentirte Hügel;
d. Drüsen in der Lederhaut;
e. Musculatur des Stammes.

Fig. 15. Oberfläche der Epidermis von *Triton taeniatus*, Weibchen, während des Landaufenthaltes.
a. Zacken- und Leistenbildung der Cuticula;
b. pyramidale Höcker von oben;
c. ebensolche im optischen Querschnitt;
d. eigenartige Verdickungen der Cuticula.

Fig. 16. Epidermisüberzug einer Drüsenwarze von *Salamandrina perspicillata*.
a. Verdickungen der Cuticula als dunkle, kernartige Flecken erscheinend.

Fig. 17. Von der Epidermis der *Salamandrina perspicillata*. Oberfläche, stärker vergrössert als die vorausgehende Figur.
a. Leisten der Cuticula:

b. cuticulare Verdickungen von kugliger Form. — Rechts zackiger Rand der Zellen.

Fig. 18. Drüsenzellen aus der Epidermis von *Salamandra maculosa*.

Fig. 19. Dornspitzen, wie sie sich bei *Salamandra maculosa* an manchen Hautstellen zeigen.

Fig. 20. Von der Epidermis der *Salamandra maculosa*.
a. Lückengänge;
b. Löcher zwischen und in den Zellen.

Fig. 21. Eine Schleimzelle von der Epidermis des Kopfes einer Salamanderlarve (*Salamandra maculosa*) bei starker Vergrösserung, um die netzförmige Beschaffenheit der Oberfläche hervortreten zu lassen.

Fig. 22. Cuticula einer Fusswarze von *Phyllodactylus europaeus*; sie erhebt sich in dichten Härchenbesatz.

Fig. 23. Kiemenstück einer sehr jungen Larve von *Triton*.
a. Büschel langer Flimmerhaare auf Hügeln der Epidermis;
b. Blutcapillarschlinge;
c. bindegewebige Achse.

Fig. 24. Kopfrand einer Larve von *Triton*.
a. hügelartige Erhebungen der Epidermis, auf welchen Büschel langer Flimmerhaare stehen.

Fig. 25. Hautsinnesorgan einer Larve von *Triton helveticus*, von der Seite gesehen:
a. Deckzellen;
b. Innenzellen;
c. Spitzen der letzteren, welche sich als Ringelchen darstellen.

Tafel XXI.

Fig. 26. Epidermis vom Kopf der Larve von *Salamandra maculosa* um ein Hautsinnesorgan herum. Das Mikroskop in die Tiefe eingestellt.
a. Zellen der unteren Lage der Oberhaut.
b. die Innenzellen;
c. Schleimzellen von eigenthümlich getüpfeltem Aussehen. (Vergl. Fig. 21.)

Fig. 27. Stück Rückenhaut von der freien Fläche des *Triton taeniatus*, Weibchen, während des Landaufenthaltes. (Vergl. Fig. 14.) Geringe Vergrösserung.
a. Feine Höckerbildung;
b. grosse pigmentirte Hügel;
c. durchscheinende Drüsen.

Fig. 28. Freie und von der Epidermis entblösste Fläche der Rückenhaut von *Salamandrina perspicillata*.
a. Drüsen von Blutcapillaren umsponnen;
b. zu Höckern sich erhebende Drüsen;
c. kleine, helle Warzen in den Zwischenstellen. (Vergl. Fig. 4.)

Fig. 29. Schnitt durch die Haut der Schwanzflosse von *Menopoma giganteum*, gering vergrössert.

a. Die sich über die Hautfläche erhebenden Blutcapillaren;

b. Drüsen.

Fig. 30. Längsschnitt durch die Haut des Rückens von *Phyllodactylus europaeus*.

a. Die quergestreiften Bündel der Musculatur des Stammes;

b. derbe Lage der Lederhaut;

c. grosszelliges Bindegewebe in starker Entwicklung;

d. Epidermis.

Fig. 31. Haut der Ohrgegend von *Phyllodactylus europaeus*, Oberfläche.

a. Sinnesorgane, welche auf den Warzen wahrzunehmen sind.

Fig. 1

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 5.

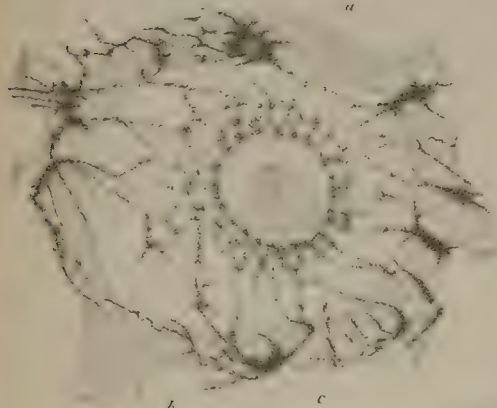


Fig. 4.

Fig. 7.

Fig. 6

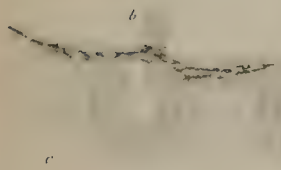


Fig. 9.

Fig. 8.

Leydig del.

Fig 10

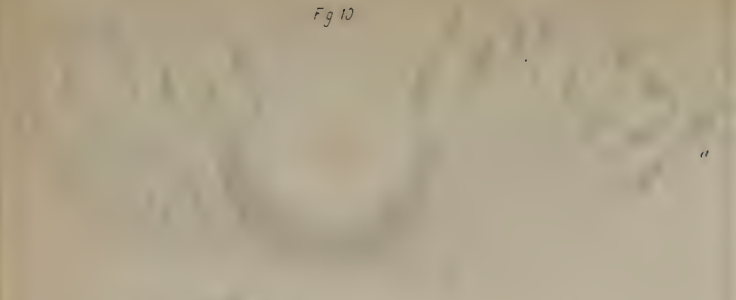


Fig 13

Fig 12

Fig 11

Fig 15

Fig 19

Fig. 16.

Fig 21.

Fig. 17.

Fig 18

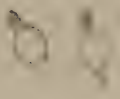


Fig 14

Fig. 20.

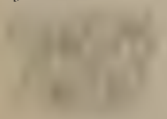


Fig 22.

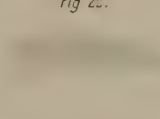


Fig 25.

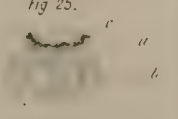


Fig 24.

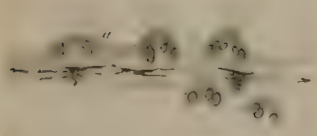
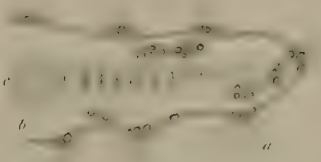


Fig 23.



Lith Anst v J G Bach Leipzig

Fig 27

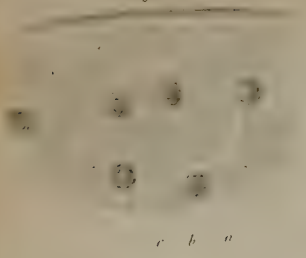


Fig 29

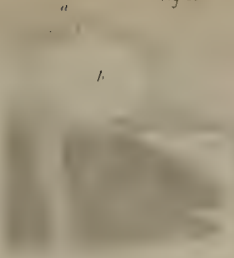


Fig 30

Fig 31

Fig 26

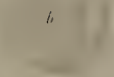


Fig 28

Ueber die Metamorphose des Echiurus.

Von

Prof. Dr. W. Salensky,

in Kasan.

Mit Tafel XXII.

Während meines Aufenthaltes in Neapel fand ich in den Monaten Februar und März zwischen anderen pelagischen Thieren einige Exemplare einer Larvenform, welche damals durch Organisation und Metamorphose mein Interesse erregte. Die Larven hielten sich sehr gut in Gefangenschaft und vollendeten in diesem Zustande ihre weitere Entwicklung, so dass, nach der Metamorphose, welche ich zu beobachten Gelegenheit hatte, ich im Stande war mich zu überzeugen, dass die Larve eine Gephyreenlarve, und zwar dem Genus Echiurus angehörig sei. Da die Umwandlung der Gephyreenlarven bis jetzt noch sehr wenig untersucht wurde, so glaube ich, dass meine kurzen Bemerkungen über die Metamorphose des Echiurus nicht ohne Interesse sein werden.

Die Larve (Taf. XXII Fig. 1), deren Metamorphose wir verfolgen werden, ist ziemlich gross (ungefähr $^3/_4$ Mm. lang) und gehört, ihrer Organisation nach zu den Larven des sogenannten Loven'schen Typus. Ihre äussere Form kann am besten durch die Vorstellung zweier mit ihrer Basis sich berührender Conus veranschaulicht werden. Die eine, obere Hälfte der Larve hat eine vollkommen conische Gestalt; die andere, untere, obgleich auch einem Conus sehr ähnliche Hälfte erscheint etwas mehr abgerundet. In der Mitte der Larve bemerkt man einen aus zwei Wimperreifen bestehenden Locomotionsapparat. Die Wimperreifen stellen leistenförmige, mit Cilien bedeckte

Vorsprünge des Integumentes dar und stehen zu einander nicht ganz parallel; an der Rückenseite namentlich sind sie einander näher, als auf der Bauchseite. Ausser den beiden Wimperreifen, welche hauptsächlich den Locomotionsapparat vorstellen, ist auch die übrige Oberfläche der Haut mit Wimpern besetzt, die aber hier in viel geringerer Menge vorhanden und viel kleiner sind. Die Lage des Mundes unterscheidet sich gar nicht von dem was wir bei allen Larven des Loven'schen Typus antreffen. Die Mundöffnung liegt nämlich auf der Bauchseite zwischen den beiden Wimperreifen und stellt eine quergelegte ovale Einstülpung der äusseren Haut dar. Die Afteröffnung hat ebenfalls die für die Loven'schen Larven characteristische Lage; sie liegt am hinteren Ende der Larve. Hinsichtlich der äusseren Merkmale der Larve muss ich noch hinzufügen, dass die Larve eine grünliche Färbung besitzt, welche durch die grüne Pigmentirung der äusseren Körperbedeckung bedingt ist und für unsere Larve ein ziemlich gutes characteristisches Merkmal bildet.

Wegen der grossen Durchsichtigkeit der Larve ist die innere Organisation derselben ziemlich leicht zu verfolgen. Was zunächst die Leibeswand betrifft, so besteht dieselbe aus zwei Schichten: aus dem Ectoderm, welches an verschiedenen Stellen des Körpers verschieden ist, und aus einer äusserst dünnen Cuticularschicht, welche das Ectoderm bedeckt. In der vorderen Hälfte des Körpers stellt das Ectoderm eine ziemlich dünne Zellenschicht dar, welche nur an der Spitze des oberen Conus etwas verdickt ist. So verhält sich auch das Ectoderm an der Bauchseite der hinteren Hälfte, ist aber an der Rückenseite viel mächtiger entwickelt. Die einzelnen Zellen des Ectoderms konnte ich mit Sicherheit unterscheiden. An den Wimperreifen wo das Ectoderm aus grossen cylindrischen Zellen besteht sind letztere leicht zu erkennen.

Zu den Ectodermbildungen muss man noch eine Zellenreihe auf der Bauchseite rechnen, welche in den späteren Stadien als die Anlage des Bauchstranges sich erweist. Derselbe liegt dem Ectoderm sehr dicht an und besteht bei den jungen Larven aus einer Reihe ovaler Zellen. Da ich die embryonale Entwicklung der beschriebenen Larve nicht verfolgt habe, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten, dass der Bauchstrang vom Ectoderm seinen Ursprung nimmt. Das letzte scheint doch nach der Analogie mit Phascolosoma, wo die Entwicklung des Nervensystems von Selenka [1]) er-

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXV.

kannt und ausführlich beschrieben wurde, sehr wahrscheinlich zu sein. Die Bildung des Bauchstranges des Phascolosoma muss nach SELENKA sehr frühzeitig beginnen; dasselbe muss auch bei Larven des Echiurus der Fall sein, da bei den ganzen Larven das Nervensystem schon angelegt ist.

Unter der Haut und derselben dicht anliegend findet sich die Wand der Leibeshöhle, welche wir als Peritoneum bezeichnen können. Die fragliche Zellenschicht verhält sich topographisch ganz wie das Mesoderm einiger Embryonen. Sie bildet namentlich nicht nur die Umhüllung der Leibeshöhle, sondern geht auch auf die äussere Oberfläche des Darmcanals über und stellt dort dessen äussere Hülle vor. Wir können deswegen die beiden Blätter der Peritonealhülle als Homologa der beiden Schichten des mittleren Keimblattes ansehen. Das äussere der Haut anliegende Blatt wird somit der Hautfaserplatte, die äussere Umhüllung des Darmcanals der Darmfaserplatte entsprechen. Von ersterem sieht man einige Fortsätze abgehen, welche in Form sehr feiner Fäden die obere Hälfte der Leibeshöhle der Larve durchsetzen. Jeder Fortsatz besitzt eine oder mehrere kleine protoplasmatische Verdickungen, welche demselben ein varicöses Ansehen verleihen. Ich bin geneigt die erwähnten Bildungen für contractile Elemente des Larvenkörpers zu halten. In dem beschriebenen Stadium besitzt die Larve beinahe keine Muskelfasern; sie kann aber dennoch Contractionen in der Leibeswand auslösen und zwar hauptsächlich in der oberen Hälfte. Durch diesen Umstand gewinnt die Ansicht, dass die fadenförmigen Fortsätze contractile Elemente seien, eine Stütze. Ich muss hier bemerken, dass ich analoge Bildungen auch bei anderen Larven des LOVEN'schen Typus, namentlich bei den Larven von Polygordius angetroffen habe, wo sie Contractionen des Larvenkörpers bedingten. Ausser den beschriebenen fadenförmigen Fortsätzen unterscheidet man in der oberen Hälfte der Larve immer einen Strang, welcher etwas dicker, als der beschriebene ist und vom vorderen Pole nach hinten verläuft. Die Contractionen dieses Stranges rufen jedes Mal das Erscheinen einer kleinen Einstülpung am oberen Pole der Larve hervor.

Der Darmcanal unserer Larve besteht aus drei Theilen: Oesophagus, Magendarm und Rectum. Der Oesophagus (Fig. 1, *oe*) stellt ein verhältnissmässig langes Rohr dar, welches vom Munde zuerst horizontal nach der Rückenseite verläuft und mit seinem hinteren Ende nach unten umbiegt. In den Wänden dieses Theiles des Darmcanals konnte ich mit Sicherheit nur eine Zellenschicht unter-

scheiden, die der inneren Schicht der übrigen Theile des Darmcanals entspricht und wahrscheinlich durch Einstülpung des Ectoderms entstanden ist. Die an den übrigen Theilen des Larvendarmes leicht erkennbare äussere Hülle konnte ich im Oesophagus nicht entdecken; vielleicht ist dieselbe hier viel feiner als an dem hinteren Theile des Darmes. Die Oesophaguswand stellt eine ziemlich dicke Zellenlage dar, welche durch ihre röthliche Färbung von der Magenwand sich unterscheidet. Sie ist wellenförmig längsgestreift. Die hintere Oeffnung des Oesophagus ragt mit einem kleinen röhrenförmigen Vorsprung in die Magenhöhle ein.

Der Magen (Fig. 1, *M*) bildet den ansehnlichsten Theil des Larvendarmes. Er besitzt eine birnförmige Gestalt und liegt in der hinteren Hälfte der Larve. Nach hinten zu geht derselbe in das kleine Rectum über, und bildet zu beiden Seiten des letzteren zwei unbedeutende Aussackungen. In den Magenwänden konnte ich sehr leicht zwei Schichten: eine innere und eine äussere unterscheiden. Die erste besteht aus dicht zusammengedrängten, runden ziemlich scharf begrenzten Zellen, von denen jede mit je einem Kern versehen ist (Fig. 1, *M*). Die äussere Schicht, welche, wie erwähnt, nichts anderes als eine Fortsetzung der Peritonealhülle ist, stimmt ihrer Structur nach mit letzterer vollkommen überein. Sie stellt eine sehr dünne, der Epithelialschicht dicht anliegende Lage abgeplatteter Zellen dar. Das Rectum ist ein sehr kurzes ebenfalls aus zwei Schichten bestehendes Rohr.

Endlich müssen wir ein Organ erwähnen, das zwar in keiner Beziehung zur Function des Darmcanals steht, doch topographisch der Darmwand angehört. Es ist nämlich eine im beschriebenen Stadium sehr constant auftretende Flimmerrinne der Darmwand, welche für unsere Larve ziemlich characteristisch ist. Das betreffende Organ befindet sich im unteren und mittleren Theile des Darmcanals und beginnt bereits an der Afteröffnung. Bei Betrachtung der Larve im Profil (Fig. 1, *Fr*) präsentirt sich das Organ in seiner ganzen Ausdehnung. Dasselbe besteht aus zwei symmetrischen flimmernden Furchen, welche auf beiden Seiten der Magenwand in Form einer vielfach umgebogenen Linie sich darstellen. In der Mitte der Magenwand hört die Flimmerrinne auf. In der Profilansicht der Larve lässt sich die histologische Structur des betreffenden Organes in ziemlich befriedigender Weise untersuchen. Aus der beigefügten Fig. 1 sieht man, dass in der Bildung der Flimmerrinne die beiden den Magen zusammensetzenden Schichten theilnehmen, indem beide

sich hier verdicken. Die Zellen der inneren (epithelialen) Schicht nehmen eine cylindrische Gestalt an; die Zellform der äusseren Schicht ist an den lebendigen Objecten nicht gut zu unterscheiden. Die Innenfläche des durch Verdickung beider Schichten gebildeten Flimmerwulstes ist rinnenförmig ausgehöhlt und mit Wimpern besetzt, die auf der ganzen Ausdehnung in Form von sehr kleinen, sich lebhaft bewegenden Härchen erscheinen.

Die Flimmerrinne stellt nur ein provisorisches Organ dar. Sie kommt nur bei den jüngsten Larven zum Vorschein und verschwindet allmälig sobald die Verwandlung der Larve beginnt. Obgleich es mir gelungen ist die Structur des in Rede stehenden Organs, sowie seine Verwandlung ziemlich vollständig zu verfolgen, muss ich doch gestehen, dass die Natur desselben sehr räthselhaft erscheint. In keiner der mir bekannten Larvenformen niederer Thiere kann ich eine homologe Bildung auffinden. Was aber die physiologische Bedeutung des Organs betrifft, so wage ich aus anatomischen Gründen die Vermuthung auszusprechen, dass dasselbe eine Art Athmungsorgan darstellt. Das Organ, seinen topographischen Verhältnissen nach, ist nichts anderes als eine mit Wimpern besetzte Vergrösserung der Darmoberfläche und bietet daher die günstigsten Bedingungen für den Gasaustausch mit dem Wasser, welches durch den Darmcanal hindurchgeht.

Die Metamorphose der eben beschriebenen Larve habe ich im Laufe von fast $1^1/_2$ Monaten Gelegenheit gehabt zu beobachten; später gingen alle meine Larven zu Grunde. Da sie so lange Zeit in Gefangenschaft lebten, so konnte ich ihre Entwicklung so weit verfolgen, bis ihre Angehörigkeit zu dem Genus Echiurus sicher zu bestimmen war. Während der ersten Tage des Lebens halten sich die Larven auf der Oberfläche des Wassers; später sinken sie auf den Boden des Aquariums und obgleich sie noch das Schwimmvermögen nicht sobald verlieren, halten sie sich immer mehr und mehr am Boden auf. Die Larve wächst und lässt schon in der zweiten Woche einige ziemlich bedeutende Veränderungen wahrnehmen. Was zunächt ihre äussere Form anbetrifft, so erscheint dieselbe im folgenden Stadium (Fig. 2) in sofern verändert, als das Grössenverhältniss zwischen ihren beiden Hälften nun von dem früheren Zustande etwas verschieden ist. Die obere Hälfte ist jetzt kleiner geworden, als die untere. Die wichtigste von allen äusseren Veränderungen ist das Auftreten zweier leistenförmiger Verdickungen des Ectoderms am vorderen Theile der Larve, welche vom Munde

nach der Spitze der Larve einander parallel verlaufen und die Ränder des später etwas abgeplatteten Rüssels bezeichnen.

Das allmälige Verschwinden des Schwimmvermögens in dem beschriebenen Stadium erklärt sich aus der eintretenden Atrophie des Wimperapparates. Man unterscheidet zwar (Fig. 2) noch sehr deutlich die beiden Wimperbögen, doch sind dieselben von ihrem früheren Zustande 1. durch die Kleinheit der Wimpern und 2. dadurch verschieden, dass die Verdickungen des Ectoderms, auf welchen die Wimpern sitzen, beinahe vollkommen verschwunden sind.

An der hinteren Hälfte der Larve treten auch sehr wichtige Neubildungen auf. Es sind namentlich die Haken, welche wir erst in diesem Stadium antreffen und die schon jetzt ihre für das Genus Echiurus characteristische Lage und Gestalt annehmen. Man kann in der Larve zweierlei dieser Haken unterscheiden. Die einen bilden ein Paar grosse vordere, die anderen erscheinen in Form eines Hakenkranzes angeordnet, der die Analöffnung umgürtet. Die ersten stellen zwei sehr grosse bogenförmig gekrümmte stumpf endigende Chitinstäbe vor; sie sitzen zu beiden Seiten des Nervenstranges in besonderen Hauteinstülpungen. Der Hakenkranz besteht aus einer Anzahl kleiner zugespitzter Häkchen, welche ebenfalls in Hauteinstülpungen eingesenkt sind.

Von den äusseren Veränderungen der Larve muss ich noch die Verminderung des grünen Pigments erwähnen, welche eine Aenderung der allgemeinen Färbung bedingt. Das grüne Pigment ist nun beinahe auf der ganzen Oberfläche der Larve verschwunden und erhält sich nur auf den Wimperreifen.

Die inneren Veränderungen betreffen hauptsächlich den Darmapparat und die Bildungen, welche mit diesem in Verbindung stehen. Der Darmcanal ist bedeutend verlängert, lässt jedoch noch dieselben drei Theile unterscheiden, welche in dem früheren Stadium schon vorhanden waren. Die Wimperrinne zeigt Veränderungen in ihrem Bau, welche auf die Atrophie dieses Organs hinweisen. Sie ist viel schmächtiger geworden, erscheint zusammengezogen und nimmt kaum ein Drittel der Magenoberfläche ein.

Anstatt der verschwindenden Wimperrinne treffen wir nun ein anderes Organ, das inzwischen neugebildet ward. Es sind die sogenannten Athemsäcke, die jetzt auftreten, mit ihren hinteren Enden in die Cloake ganz nahe der Analöffnung ausmündend. Diese, bekanntlich auch bei den ausgebildeten Echiuren recht bedeutend entwickelten Athemsäcke, erscheinen in Form von ovoiden

kleinen Schläuchen. Das vordere Ende des Säckchens ist etwas ausgezogen und zugespitzt; bei den beschriebenen Larven konnte ich an der Spitze des Säckchens eine Oeffnung unterscheiden.

Das auf der Fig. 3 abgebildete Stadium stellt einen weiter entwickelten Wurm dar, welcher schon vollständig das Schwimmvermögen verloren hatte und durch weitere Ausbildung seiner äusseren und inneren Organe ausgezeichnet ist. Derselbe besitzt eine birnförmige Gestalt, wobei die vordere Hälfte in Form eines beinahe conischen Aufsatzes der hinteren angelegt ist. Ihrer Gestalt nach nähert sich die vordere Hälfte jetzt mehr ihrem definitiven Zustande resp. dem Rüssel, in welchen sie sich verwandelt. In der Mitte ist diese Anlage des Rüssels rinnenförmig vertieft, welche Vertiefung durch zwei längliche Wülste des Ectoderms begrenzt wird (Fig. 3). Die Wimperorgane der Larve sind vollständig verschwunden; man erkennt noch lange die Stelle, wo dieselben bei den freischwimmenden Larven sassen, indem hier die Anhäufungen des grünen Pigments noch lange bemerkbar sind.

Nicht unbedeutender als die eben beschriebenen Veränderungen sind die, welche die inneren Organe und hauptsächlich die Entwicklung des Darmcanals betreffen. Der Darmcanal ist bedeutend ausgewachsen und erscheint nun in Form eines langen vielfach gewundenen Schlauches, an dem sich die bereits beschriebenen Theile: Oesophagus, Magen und Darm viel schärfer als früher von einander unterscheiden. Form und Lage der Windungen sind aus der beigefügten Abbildung (Fig. 3) ersichtlich. Der Oesophagus bildet einen im Vergleich mit den übrigen Theilen kurzen und dünnen Schlauch; ähnlich verhält sich der Hinterdarm. Der Magen zeichnet sich von den übrigen Theilen des Darmcanals durch seine Weite aus. Das Nervensystem erscheint nun in Form einer Bauchganglienkette, welche aus dicht gedrängten, aber sehr distincten Ganglien zusammengesetzt ist. Bekanntlich ist das Vorhandensein der Ganglien im Bauchstrange das Merkmal, welches das Nervensystem der Echiuren von dem der anderen Gephyreen auszeichnet.

Während die eben beschriebene Larve ihrer Form nach an die ursprüngliche Larvenform erinnert, stellt das folgende in Fig. 4 abgebildete Stadium der Metamorphose unserer Larve eine bedeutend abweichende Gestalt dar. Die äussere Form der Larve, sowie die Ausbildung der inneren Organe ist schon characteristisch genug, um die systematische Stellung derselben zu bestimmen. Der Leib derselben besteht aus zwei Theilen: dem länglich-eiförmigen Rumpf

und einem kurzen gefurchten Rüssel. Der Rüssel stellt einen langen convex-concaven Fortsatz dar und besteht histologisch aus zweierlei Bestandtheilen: aus einer Hautschicht und einer Muskellage. Die erste unterscheidet sich von der Haut des Rumpfes durch ihre etwas bedeutendere Dicke und durch die Abwesenheit der Hautpapillen, welche in sehr grosser Zahl in der Haut des Rumpftheiles zerstreut sind. Der obere Rand, sowie die Furche des Rüssels sind mit Wimpern besetzt, welche den Zweck haben die Nahrung dem an der Basis des Rüssels befindlichen Munde zuzuführen. Im Rüssel konnte ich nur longitudinale Muskelfasern unterscheiden, die in Form von feinen Längsstreifen unter der Haut auftreten.

Die ganze Hautoberfläche des Rumpftheiles ist mit einer sehr grossen Zahl kleiner Papillen besetzt, welche schon bei schwacher Vergrösserung auffallen. Bei stärkerer Vergrösserung erscheint jede Papille in Form eines kleinen hohlen Höckerchens, welches im Inneren einen feinen durchsichtigen Strang enthält. Ihrer Form und Lage nach können die Hautpapillen als Tastorgane betrachtet werden.

Die Muskelschicht, welche mit der Haut zusammen einen Hautmuskelschlauch bildet, besteht aus zwei Lagen von Muskelfasern: einer oberen transversalen und inneren longitudinalen. Ausser diesen Theilen des Hautmuskelschlauches verdienen noch jene Muskelfasern Erwähnung, welche speciell für die Bewegung der vorderen Haken bestimmt sind. Dieselben gehen in Form von Radien von der Basis des Hakens zu der Innenfläche der Leibeswand.

Das Nervensystem (Fig. 4 *N*) zeichnet sich, wie oben erwähnt, durch einen gegliederten Bau aus. Ein jedes Glied besteht aus zwei Theilen: einem grösseren und einem kleineren Abschnitte.

Der Darmcanal zeigt eine für die Gephyreen überhaupt eigenthümliche Entwicklung in die Länge. Er stellt einen ausserordentlich langen Schlauch dar, in welchem die oben erwähnten Theile noch weiter ausgebildet und schärfer differenzirt sind. Der in seinem oberen Theile etwas erweiterte Oesophagus bildet eine Schleife und ist an die Leibeswand mittelst eines Bandes befestigt, welches mit seinem spitzen oberen Ende in der Nähe des Mundes sich anheftet. Der Magen stellt einen erweiterten aber ziemlich kurzen Theil des Darmcanals vor; er liegt der longitudinalen Axe des Thieres parallel und unterscheidet sich von den übrigen Theilen dadurch, dass in seinen Wänden sehr viel stark lichtbrechende Körperchen (Fett?) eingeschlossen sind. Aus dem Magen geht der Darm hervor, welcher zuerst nach oben verläuft, dort eine ansehnliche Schlinge bildet

und sich dann zum Hintertheile des Körpers krümmt, wo er durch die Analöffnung nach aussen mündet.

Die beiden hinteren Athemsäcke erleiden, abgesehen davon, dass sie mehr auswachsen, keine wesentlichen Veränderungen.

Mit diesem Stadium muss ich die Beschreibung meiner Beobachtung schliessen, da ich in meinen Aquarien keine weiter ausgebildeten Würmer ziehen kann, doch muss ich bemerken, dass das von mir hier beschriebene älteste Stadium (Fig. 4) schon alle characteristischen Merkmale des Genus Echiurus besass [1].

Kasan, 29. April 1876.

---

[1]) Es fehlt noch bei ihnen der zweite Hakenkranz am Hinterleibe, welcher vermuthlich sich später ausbildet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Fig. 1, 2, 3 und 4. Verschiedene Stadien der Metamorphose der Echiuruslarve. *O* = Mund, *Oe* = Oesophagus, *M* = Magen, *A* = Anus, *Wr* = Wimperreif, *N* = Nervenstrang, *Fr* = Flimmerrinne, *Ms* = Mesoderm, *Hk* = vordere Haken, *Hz* = Hakenkranz, *As* = Athemsack, *R* = Rüssel.

Ueber das Hautskelet der Fische.

Von

Oscar Hertwig.

Mit Tafel XXIII—XXVIII.

Indem ich die Integumentossificationen der Fische zum Gegenstand einer vergleichend-anatomischen Untersuchungsreihe mache, knüpfe ich an eine vor zwei Jahren von mir veröffentlichte Arbeit[1]) über den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier wieder an. Schon damals erblickte ich in dem Haut- und Mundschleimhautskelet der Selachier den Ausgangspunct für zwei Reihen von Untersuchungen. Die eine Reihe umfasst das Zahnsystem der höheren Thiere und die von Zähnen ableitbaren Bildungen, die andere Reihe umfasst die Integumentossificationen und ihre Umbildungsproducte. Den einen Weg der Forschung habe ich bereits betreten und auf demselben in einer Abhandlung über das Zahnsystem der Amphibien[2]) den Nachweis zu führen gesucht, dass die in der Mundschleimhaut entstehenden Belegknochen des Schädels genetisch von dem basalen Knochengewebe der Zähne ableitbar sind, indem durch Verschmelzung von Zahngruppen zunächst zahntragende Knochenplatten sich bilden, später aber die oberen Zahntheile, das Schmelz- und Dentingewebe, einem Rückbildungsprocess verfallen können. Den zweiten Weg der Forschung will

[1]) Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. 1874. Bd. VIII. N. F. I.

[2]) Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI Supplementheft.

ich jetzt einschlagen. Er führt uns auf ein Gebiet, für dessen vergleichend-anatomische Erkenntniss bis jetzt noch wenig geschehen ist. Trotz zahlreicher Einzelbeschreibungen, trotz der umfassenderen Arbeiten von Agassiz, Williamson und der erst neuerdings erschienenen umfangreichen Untersuchung von Baudelot sind die Hauptfragen noch ungelöst. Noch lässt sich nicht bestimmen, in welchem Verhältniss die Placoidschuppen der Selachier, die Knochenschilder der Acipenseriden, der Panzerwelse, der Lophobranchier, der Ostracioniden etc., die mit Schmelz bekleideten Tafeln einzelner Ganoidenabtheilungen, die mannigfachen Hautstacheln und Schuppenbildungen der Plectognathen und einiger kleinerer Fischordnungen, endlich die Ctenoid- und Cycloidschuppen zu einander stehen. Lassen sich diese so verschiedenartigen Integumentossificationen von einer gemeinsamen Ausgangsform durch Umbildung ableiten, oder besteht nur zwischen einem Theil ein genetischer Zusammenhang? Welches sind die Processe, durch deren Wirksamkeit die verschiedenen Formen entstanden sind?

Wir stehen hier vor einer Reihe von unbeantworteten Fragen! — Indem ich an die Lösung derselben gehe und die eben kurz berührten, schon von Gegenbaur [1]) hervorgehobenen Lücken in unseren vergleichend-anatomischen Kenntnissen auszufüllen versuche, betrete ich ein ziemlich umfangreiches Forschungsgebiet, da die Classe der Fische eine sehr arten- und formenreiche ist, die Integumentossificationen aber insbesondere nicht nur in den einzelnen Ordnungen, sondern auch nach den Gattungen durch ihre Verschiedenheiten in oft auffallender Weise sich auszeichnen. Aus diesem Grunde beabsichtige ich, die Ergebnisse meiner Untersuchungen in einer Reihe kleinerer Abhandlungen zu veröffentlichen.

Wie bei jeder über eine grössere Formenreihe sich erstreckenden vergleichend-anatomischen Untersuchung, trat an mich zunächst die Frage heran, an welchen Ordnungen und in welcher Reihenfolge ich an diesen die mir gestellte Aufgabe durchzuführen gedächte. Der einzuschlagende Weg wäre für die Untersuchung vorgezeichnet gewesen, wenn erstlich unser System uns in die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Fischordnungen einen vollen Einblick gewährte und wenn zweitens zwischen dem Ausbildungsgrad der Gesammtorganisation einer Art und des einzelnen Organsystems, im

[1]) Grundzüge der vergl. Anatomie. 1870. pag. 594.

vorliegenden Falle der Integumentossificationen, eine Parallele bestände.

Weder das eine noch das andere findet hier statt. In die Verwandtschaftsverhältnisse der Fischordnungen besitzen wir noch einen sehr geringen Einblick, da im Verhältniss zu dem Umfang des Gebietes die Zahl der auf die verschiedenen Organsysteme sich erstreckenden vergleichenden Untersuchungen noch eine geringe ist. Das System der Fische ist mehr oder minder ein künstliches, auf wenige und oft nur äusserliche Merkmale gegründetes. Zudem sind auch wahrscheinlich die einzelnen Abtheilungen der Ganoiden [1]) und zum Theil auch die einzelnen Abtheilungen der Teleostier die Ausläufer schon früh und daher weit divergirender Formenreihen. Was ferner den zweiten Punct anbetrifft, so zeigen vergleichend anatomische Untersuchungen hinlänglich, wie unsicher es ist, aus der höheren oder geringeren Gesammtorganisation einer Art auf den Entwicklungsgrad eines einzelnen Organsystems schliessen zu wollen. So zeigen, um mich eines Beispiels zu bedienen, die Anuren, welche wir ihrem gesammten Bau nach mit Recht eine höhere Stelle als den Sozuren im System anweisen, in der ausgedehnten Erhaltung des Primordialcranium, in dem Besitz einer sechsten Zehe [2]) etc. ursprünglichere Einrichtungen als die Salamandrinen. Diese Incongruenz zwischen dem Entwicklungsgrad der Gesammtorganisation und demjenigen eines einzelnen Organes wird um so eher eintreten und um so grösser sein, in je höherm Grade das letztere Anpassungen unterworfen und daher variabel ist. Ein solches Organsystem ist aber gerade das Hautskelet. So kommt es, dass dasselbe bald in dieser, bald in jener Gattung, bald in diesen bald in jenen Verhältnissen Beziehungen zu ursprünglicheren Zuständen erkennen lässt.

Nach dem Gesagten wird man es verständlich finden, warum für die vorliegende Untersuchung ein scharf vorgezeichneter, gerader Weg von vornherein nicht gegeben ist.

Trotzdem glaube ich in der Reihenfolge der Untersuchungsobjecte die Wahl nicht willkürlich getroffen zu haben. Bei derselben habe ich mich von dem Grundsatz leiten lassen, aus den zahlreichen Fischordnungen diejenigen zunächst herauszugreifen, welche

---

[1]) Gegenbaur. Grundriss der vergl. Anatomie 1874. pag. 408. Anmerk.

[2]) Born. Die sechste Zehe der Anuren. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. pag. 435.

mir an die Einrichtungen der Selachier die meisten Anknüpfungspuncte zu bieten schienen. Auf diesem Wege hoffte ich am sichersten von den niederen zu den complicirteren Bildungen in regelmässiger Weise vorschreiten zu können. Inwieweit mir dies geglückt ist, mag aus dem Gange und dem Ergebniss der Untersuchung selbst hervorgehen.

Erste Abtheilung.

Das Hautskelet der Siluroiden und der Acipenseriden.

Die Untersuchungsreihe über das Hautskelet der Fische eröffne ich mit den beiden Ordnungen der Siluroiden und der Acipenseriden. Beide sind für das Studium der Integumentossificationen von ganz besonderer Wichtigkeit. Denn wir sehen bei ihnen knöcherne Skeletstücke, welche in anderen Fischordnungen und den übrigen Wirbelthierclassen zu Theilen des inneren Skelets geworden sind, noch in voller Uebereinstimmung mit den Schildern und Knochentafeln des gesammten Integumentes. Diese Theile sind erstens die Belegknochen des Primordialcranium und des Schultergürtels, zweitens die knöchernen Flossenstrahlen.

Auf die hier hervorgehobene Uebereinstimmung und auf die Bedeutung dieser Thatsache hat namentlich Gegenbaur in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie die Aufmerksamkeit gelenkt. So leitet er einestheils die Belegknochen des inneren Skelets von Knochentafeln ab, wie sie sich bei niedrig organisirten Fischordnungen auch an anderen Stellen der Körperoberfläche vorfinden, anderntheils erblickt er auch in den gleichartig aneinander gereihten Knochenstückchen, welche das secundäre Flossenskelet der Fische zusammensetzen, »von den Schuppen verschiedene, aber doch vielleicht von ihnen ableitbare Bildungen«.

In den folgenden Einzeluntersuchungen des Hautskelets der Siluroiden und der Acipenseriden werde ich, wenn anders sie vollständig sein sollen, drei Bildungen näher zu betrachten haben:

1) die Schuppen und Schilder des Integumentes,
2) die Belegknochen des Schultergürtels und des Primordialcranium,
3) das secundäre Flossenskelet.

A. Das Hautskelet der Siluroiden.

Die Siluroiden bilden eine wohlumgrenzte, sehr arten- und formenreiche Abtheilung der Physostomen, welche vor allen übrigen Teleostiern durch mehrere Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet ist. Namentlich durch die Beschaffenheit ihres Integumentes nehmen sie eine Ausnahmestellung ein. Bei keiner einzigen Art finden sich jene Bildungen, welche man gewöhnlich als Fischschuppen zu benennen pflegt. Während bei den meisten Siluroiden die Haut überhaupt vollkommen nackt ist, sind dagegen in einigen wenigen Ordnungen, die besonders in südamerikanischen Flüssen vorkommen, Integumentossificationen in einem hohen Grade und in einer Weise entwickelt, wie sie in keiner anderen Fischordnung wieder angetroffen werden. Die so ausgezeichneten Arten werden gewöhnlich mit einem gemeinsamen Namen als Panzerwelse bezeichnet. Sie zerfallen in mehrere Gattungen, welche sich nach der Art ihrer Bepanzerung, nach der Anzahl, Form und Zusammensetzung der Knochentafeln in recht characteristischer Weise unterscheiden.

Das Hautskelet der Panzerwelse hat schon einigen älteren und neueren Forschern, wie Agassiz und Williamson, Heincke und Baudelot als Untersuchungsobject gedient und sind wir durch ihre Arbeiten bereits mit einigen histiologischen Verhältnissen bekannt gemacht worden. Keiner der Genannten hat aber weder eine erschöpfende Darstellung gegeben, noch ist er auf die Genese des Panzers und seine Beziehungen zu den anders beschaffenen Hautossificationen der Fische eingegangen.

Agassiz [1]) hat Hypostoma und Callichthys untersucht, von welchen er in seinen Recherches sur les poissons fossiles Durchschnitte durch die Knochenplatten und Hautzähne abbildet. Die Oberfläche der Knochenplatten lässt er von einer dünnen Schmelzlage überzogen werden und unter dieser ein Netzwerk von Haversischen

[1]) Agassiz. Recherches sur les poissons fossiles 1833—1843. Bd. I. pag. 68—80.

Canälen in einem echten Knochengewebe sich ausbreiten. Im hinteren Theile der Schuppe beschreibt er in der Oberfläche des Schmelzes kleine Löcher, in welchen mit ihrer verschmälerten Basis kleine echte Zähnchen beweglich eingefügt und am Rande des Loches durch Fasergewebe befestigt sind. Jedes Zähnchen enthält nach seiner Angabe im Inneren eine Pulpahöhle, von welcher Dentinröhrchen austrahlen.

Von dieser Darstellung von Agassiz weicht Williamson[1], welchem Loricaria zur Untersuchung gedient hat, in zwei Puncten ab, indem er keine Schmelzlage hat beobachten können, und indem er die Zähnchen durch eine Membran, welche die Oberfläche der Schuppe bedeckt, in ihrer Lage erhalten werden lässt.

Mit einer interessanten Thatsache sind wir neuerdings durch Heincke[2] bekannt gemacht worden, welcher in seinen Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere auch des Hautpanzers von Hypostoma und Loricaria kurz gedenkt. Er weist zum ersten Male nach, dass die Spitze der Zähnchen eine gelbbraune Bekleidung besitzt, »welche in ihren Reactionen gegen Säuren dem Schmelz der Fischzähne gleicht«. Dagegen konnte er wie Williamson auf der Oberfläche der Knochenschilder keine Spur von Schmelz nachweisen.

Der letzte Untersucher Baudelot[3] endlich hat in der kurzen Beschreibung, welche er von Hypostoma gibt, die schmelzartige Beschaffenheit der Zahnspitzchen nicht erkannt, dagegen macht er darauf aufmerksam, dass die Knochenschilder von Hypostoma mit ihren echten Dentinzähnchen eine Art natürlichen Uebergang zwischen den Schuppen der Selachier und der Knochenfische zu bilden scheinen.

Für die vorliegende Untersuchung haben mir als Objecte ein vortrefflich conservirtes Exemplar von Hypostoma, dessen Epidermis noch vollkommen erhalten war und 2 Arten von Callichthys gedient, Objecte, welche ich der Freundlichkeit der Herren Professoren Haeckel und Schwalbe verdanke.

Wie schon oben erwähnt, lassen sich die mitzutheilenden Beob-

---

[1] Williamson. On the Structure and development of the scales and bones of fishes. Philosophical Transactions 1851.

[2] Fr. Heincke. Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII. pag. 587.

[3] Baudelot. Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Archives de zoologie expérimentale 1873 Bd. II. pag. 235.

achtungen in 3 Abschnitte gliedern, von welchen der erste die Schuppenbildungen des Integumentes, der zweite die Belegknochen des Schultergürtels und des Primordialcranium, der dritte das secundäre Flossenskelet umfasst. Da Hypostoma und Callichthys ziemlich beträchtliche Verschiedenheiten aufweisen, so ist eine getrennte Behandlung der beiden Gattungen am Platz und werde ich jeden Abschnitt mit dem Genus Hypostoma beginnen, welches die ursprünglicheren Verhältnisse uns erhalten zeigt.

Beschreibender Theil.

1. Die Schuppenbildungen des Integumentes.

Hypostoma. Der Körper von Hypostoma wird bis auf wenige Stellen von einem aus grossen Knochenplatten bestehenden Panzer bedeckt. Derselbe unterscheidet sich von ähnlichen Bildungen anderer Fische in hohem Grade dadurch, dass die frei zu Tage tretende Oberfläche der Knochenplatten mit echten kleinen Zähnchen besetzt ist, eine Einrichtung, die schon früh die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gezogen hat. Die einzelnen Stücke des Panzers sind in sehr regelmässiger Weise in mehreren Längsreihen angeordnet (Taf. XXIII Fig. 4). Fünf Längsreihen finden sich auf jeder Seite des Körpers von der Schwanzflosse bis zur Insertion der Bauchflosse, von hier bis zum Cranium verringert sich ihre Zahl auf vier. In der Mittellinie des Rückens stossen die oberen Reihen beider Seiten, soweit sie nicht durch die Basis der ersten und zweiten Rückenflosse getrennt werden, dicht aneinander und verschmelzen vor und hinter den beiden Flossen zu grösseren unpaaren medianen Stücken, während sie auf der zwischen ihnen befindlichen Strecke getrennt bleiben. Ventralwärts berühren sich die unteren Reihen in der Mittellinie nur in der Schwanzregion des Körpers von der After- bis zur Schwanzflosse, ohne indessen eine Verschmelzung einzugehen, wie dies an einzelnen Stellen des Rückens der Fall ist. Der Schwanztheil des Rumpfes wird daher vollständig von schräg verlaufenden knöchernen Ringen umgeben, die aus zweimal fünf Schildern gebildet werden und da sie sich übereinander verschieben lassen, den Bewegungen des Schwanzes keinen Abbruch thun. Von der Afterflosse bis zur Mundöffnung dagegen bleibt der Panzer an der gesammten Bauch- und Brustgegend des Körpers unvollständig. Die unterste Reihe der Knochenschilder reicht hier auf jeder Seite nur

bis zu einer Linie herab, welche die Insertionen der Brust- und Bauchflosse untereinander verbindet.

Die einzelnen Schilder besitzen eine mehr oder minder rhombische und, je nachdem sie verschiedenen Längsreihen angehören, etwas abweichende Gestalt (Taf. XXIII Fig. 9). Mit ihren Rändern schieben sie sich dachziegelförmig über einander, indem der hintere und untere Rand eines Schildes die entsprechenden Theile des nächstfolgenden und des tieferliegenden zudeckt. Die sich übereinanderschiebenden Flächen sind durch eine Hautfalte verbunden. Hierdurch lassen sich die Schilder in hohem Grade verschieben, so dass trotz des Panzers die freie Beweglichkeit des Körpers nicht behindert wird.

In der Brust- und Bauchhaut, den vom Panzer unbedeckt gelassenen Theilen des Körpers, treten an die Stelle der grösseren Knochentafeln kleinere, unregelmässig polygonale, aber gleichfalls zahntragende Plättchen von verschiedenster Grösse. Dieselben sind mehr mosaikartig dicht aneinandergefügt. Bei ihrer Kleinheit gestatten sie eine allseitige, viel beträchtlichere Verschiebbarkeit und Dehnbarkeit der Bauchhaut, so dass dieselbe den verschiedenen Füllungszuständen des Darmcanals nachgeben kann. Den geringsten Grad der Entwicklung besitzen die Integumentossifikationen der Bauchgegend in der Umgebung von Mund und After, wo sie mit unbewaffnetem Auge noch eben wahrzunehmen sind und am weitesten von einander abstehen. Auf einer dicht unterhalb des Mundes sich hinziehenden Falte ist sogar die Haut vollkommen nackt. Eine ähnliche Beschaffenheit wie in der Umgebung von Mund und After zeigen noch einige kleine Hautstrecken an den Ansatzstellen von Brust- und Bauch-, Rücken- und Afterflosse. Es sind dies alles Gegenden, an welchen die Haut eine allseitige und grössere Dehnbarkeit besitzen muss.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wende ich mich zur genaueren Untersuchung der einzelnen Theile und beginne mit der Beschreibung derjenigen Stellen, wo die Hautossificationen den geringsten Grad ihrer Ausbildung erlangt haben. Von hier werde ich zur Schilderung der mächtiger entfalteten Knochenbildungen, wie sie den Panzer zusammensetzen, fortschreiten.

Wenn man ein Stück Haut aus der Umgebung des Afters ausschneidet und in dünner Kalilauge aufgehellt bei schwacher Vergrösserung untersucht, so sieht man in einigen Abständen von einander sehr kleine Knochenplättchen in den oberflächlichen Schichten der Cutis liegen. Die kleinsten (Taf. XXIII Fig. 10) besitzen eine

ovale oder quadratische Form und tragen in ihrer Mitte einen regelmässigen, glattumrandeten Knochenring (*h*) der eine Oeffnung umschliesst. Bei seitlicher Betrachtung ragt der Knochenring als kleiner Sockel über die Oberfläche des Plättchens frei hervor (Taf. XXIII Fig. 5, *h*). Mit dem Sockel ist ein kleines Zähnchen beweglich verbunden. Dasselbe besitzt die Gestalt eines langen gekrümmten Kegels, dessen Spitze rückwärts nach dem Schwanzende des Thieres zu gerichtet ist.

Die Lage dieser beiden Theile, des quadratischen Knochenplättchens und des Zähnchens im Integumente erkennt man am besten aus Durchschnitten durch ein Stückchen entkalkte Haut (Taf. XXV Fig. 3).

Das Integument, auf dessen Beschaffenheit ich hier in ein paar Sätzen eingehen will, setzt sich aus einer relativ dünnen Epidermis und einer mächtigeren Cutis zusammen. In den oberflächlichen Epidermisschichten erblickt man zahlreiche, kleine, rein kuglige Schleimzellen (*o*), wie solche in der Fischclasse sehr häufig beobachtet werden. Die der Cutis unmittelbar aufliegenden Epithelzellen bilden eine einfache Lage von schmalen, hohen Cylinderzellen. An der Cutis selbst kann man zwei Schichten unterscheiden (Taf. XXV Fig. 3, Taf. XXVI Fig. 1). Die untere (*r*) besteht aus rechtwinklig sich kreuzenden, horizontal verlaufenden Bindegewebslamellen, welche von vertical aufsteigenden Faserbündeln durchsetzt werden. In kleineren Interstitien zwischen den Lamellen liegen Bindegewebszellen eingeschlossen. Nach oben geht diese Schicht continuirlich in die zweite darüberliegende lockere Gewebslage (*p*) über, in welcher sich die Bindegewebsfasern unregelmässig durchflechten. In ihr finden sich zahlreiche Blutgefässe, sowie grössere Hohlräume (*s*), welche wohl zum Lymphgefässsystem gehören mögen. Ausserdem bemerkt man, namentlich dicht unter der Epidermis, zahlreiche schwarze Pigmentzellen.

In den so beschaffenen Cutis- und Epidermisschichten liegt nun das Knochenplättchen mit seinem Zähnchen der Art vergraben, dass nur die rückwärts gekrümmte Spitze des letzteren vollkommen unbedeckt über die Oberfläche des Integumentes hervorschaut. Mit seiner Basis haftet das Knochenplättchen in den obersten, horizontal geschichteten Bindegewebslamellen, mit seinem Sockel ragt es in die darüber liegende lockere blutgefässreiche Bindegewebsschicht. In dieser ruht auch noch das Zähnchen mit seinem unteren Dritttheil. Das Zahnbein stösst indessen nirgends direct an Bindegewebe an, son-

dern wird ringsum bis zur Articulationsstelle auf dem Sockel von einer dünnen Epithellage umgeben. Dieselbe stammt von der Oberhaut ab, welche scheidenartig um den Zahn in die Tiefe gewuchert ist (Taf. XXV Fig. 3 *n*).

Zahn und Knochenplättchen besitzen folgenden feineren Bau (Taf. XXV Fig. 3).

Das Plättchen (*c*) besteht aus einer homogenen Grundsubstanz mit zahlreich eingelagerten, sternförmigen kleinen Knochenkörperchen. An seinen Rändern gehen Knochensubstanz und die Bindegewebsbündel der Cutis continuirlich in einander über. Namentlich kann man die vertical aufsteigenden Fasern eine Strecke weit unverändert in die homogene Grundsubstanz eindringen und mit dieser dann verschmelzen sehen. In der Mitte des Knochenplättchens nimmt man einen grösseren Hohlraum wahr, welcher nach oben und seitlich Canäle ausschickt (*i*). Nach oben hängt er mit der trichterförmig beschaffenen Aushöhlung des Sockels und hierdurch mit der Pulpahöhle des Zahns zusammen. Seitlich steht er durch einen oder zwei horizontal verlaufende und am Fuss des Sockels ausmündende Canäle (*i*) mit der umgebenden oberen Bindegewebsschicht der Cutis in Verbindung.

Das Zähnchen, dessen Bau nach vorausgegangener Isolation in verdünnter Kalilauge am besten untersucht wird, enthält in seinem Innern eine lange fast bis zur Spitze reichende Höhle; von dieser entspringen dicht gedrängt neben einander sehr feine Dentinröhrchen und dringen durch die homogene Grundsubstanz des Zahns in geradem leicht geschlängeltem Verlaufe bis zur Peripherie vor, indem sie sich nur selten theilen, aber durch feine, seitliche Ausläufer untereinander zusammenhängen und ein Netzwerk bilden. Nur in einem kleinen Abschnitt der Zahnbasis fehlen die Dentinröhrchen. Die Spitze des Zahns (*a*) ist leicht bräunlich gefärbt und setzt sich durch eine zarte Linie von dem eben beschriebenen Gewebe ab. Bei Zusatz von verdünnter Salzsäure löst sich die Substanz dieser Spitze augenblicklich auf und gibt sich hierdurch, wie zuerst Heincke nachgewiesen hat, mit Sicherheit als Schmelz zu erkennen. Oberflächlich ist derselbe von einer feinen Membran, dem sogenannten Schmelzoberhäutchen bedeckt, das bei langsamer Einwirkung stark verdünnter Säure erhalten bleibt und dann deutlich hervortritt. Von der Spitze der Pulpahöhle entspringen einige stärkere Röhrchen, die sich theilend auch eine Strecke weit in den Schmelz als Schmelzröhrchen eindringen. Nach vorsichtiger Auf-

lösung der Substanz sieht man sie über die Dentinoberfläche als zarte Fäden flottirend hervorragen.

Die Befestigung des Zahns auf dem Knochenring des Plättchens ist eine besonders characteristische (XXV Fig. 3). Die Zahnbasis wird nämlich plötzlich eingeschnürt und verlängert sich in einen kleinen Zapfen (*g*). Dieser passt vollkommen genau in die Aushöhlung des Knochenringes. Beide Theile werden durch ein Ligament (*f*) innig verbunden. Betrachtet man diese Articulationsstelle auf einem Durchschnitt bei stärkerer Vergrösserung, so sieht man das Gewebe des Knochenringes plötzlich in Bindegewebsfasern übergehen, welche geschlängelt aufwärts steigen und am Rande des Zapfens angelangt in gleicher Weise sich wieder in die Grundsubstanz des Zahnes umwandeln. Durch diese Vorrichtung lassen sich die Zahnspitzchen auf ihrer Unterlage allseitig etwas umbiegen. Der Umfang der Bewegung hängt von der Elasticität des Ligamentes und dem Spielraum ab, welchen der Zapfen in seiner Gelenkpfanne besitzt.

Die Hohlräume im Knochenplättchen enthalten ein zellen- und blutgefässreiches Bindegewebe. Die Blutgefässe dringen aus der oberflächlichen Schicht der Cutis durch die horizontal verlaufenden Haversischen Canäle in den mittleren Hohlraum der Basalplatte, aus diesem in die Sockel- und Zahnhöhle. Auf ihrer Oberfläche wird die Zahnpulpa von einer Lage kleiner ziemlich platter Zellen bekleidet, welche epithelartig dem Dentin und dem Ringband anlagern und wahrscheinlich mit Ausläufern in die Zahnbeinröhrchen eindringen.

Nachdem wir im Vorhergehenden den Bau der kleinsten Integumentossificationen von Hypostoma kennen gelernt haben, wende ich mich wieder zu dem in Kalilauge aufgehellten Hautstückchen aus der Umgebung des Afters, um es weiter zu durchmustern. Hier findet man in Abständen von einander auch grössere Knochenplättchen, welche je nach ihrer Grösse 2, 3 und mehr vorspringende Sockel mit Zähnchen auf ihrer oberen Fläche tragen (Taf. XXIII Fig. 5). Je weiter man sich vom After entfernt, um so grösser werden die Knochenplättchen; man kann so leicht alle Uebergangsstufen zu jenen grösseren Täfelchen auffinden, wie sie in mosaikartiger Anordnung die Bauchhaut in einiger Entfernung von Mund und After bedecken. Ein durch verdünnte Kalilauge isolirtes, noch relativ kleines Täfelchen ist in Taf. XXIII Fig. 2 dargestellt. Auf seiner Oberfläche erheben sich dicht aneinander 17 Sockel (*h*) von etwas verschiedener Grösse. Die Oeffnungen in denselben führen

in ebenso viele Hohlräume, von denen Haversische Canäle ausgehen und mit kleineren Oeffnungen (*k*) zwischen den Sockeln ausmünden. Noch grössere Tafeln zeigen 40, 60 und mehr Knochenringe. Dieselben sind dann indessen nicht gleichmässig über die Oberfläche vertheilt, sondern lassen einen kleinen vorderen Theil der Schuppe frei, so dass man an ihr jetzt 2 Felder unterscheiden kann, ein vorderes kleineres und glattes Feld und ein hinteres grösseres, zahntragendes. Das glatte Feld wird von dem bezahnten Rand der vorhergehenden Schuppe überragt und zugedeckt. Einen Durchschnitt durch ein Stückchen Bauchhaut zeigt uns Taf. XXVI Fig. 1. Auf dem Schnitte sind 3 Plättchen getroffen, von denen das mittlere sich über die Ränder der beiden seitlichen schiebt. Diese letzteren haften in den oberflächlichen sich kreuzenden Bindegewebslamellen. Auf ihrer Oberfläche sieht man dicht aneinander gedrängt die einzelnen Sockel mit ihren Zähnchen sich erheben.

Von der Schilderung der Ossificationen der Bauchhaut gehe ich zur Betrachtung der den Panzer zusammensetzenden Schilder über. Wenn man ein solches isolirt für sich betrachtet, so unterscheidet man leicht eine kleinere vordere zahnlose Partie (*F*) von einem vielmals grösseren bezahnten Felde (Taf. XXIII Fig 9). Der glatte vordere Rand liegt tiefer in der Cutis versteckt und wird, wie schon früher hervorgehoben wurde, dachziegelartig von den angrenzenden Schildern überragt (Taf. XXV Fig. 1 *F*). Das zahntragende Feld wird durch eine in seiner Mitte vorspringende starke längsverlaufende Crista in eine obere und untere Hälfte zerlegt (Taf. XXIII Fig. 4 u. 9). Die Zähnchen sind in Längsreihen auf dem Schilde angeordnet und besitzen je nach ihrer Lage eine verschiedene Grösse. Am kleinsten sind dieselben auf dem vorderen Theile und auf den Seiten des Schildes, nach seinem hinteren Rande zu werden sie grösser und sind am mächtigsten auf der Crista entwickelt, wo sie stachelartig über den Panzer hervorstehen.

Wie Durchschnitte lehren, nehmen die Schilder die ganze Dicke der Cutis ein und grenzen mit ihrer unteren Fläche unmittelbar an die subcutanen Gewebslagen, welche nach oben durch eine Lage schwarzer Pigmentzellen abgegrenzt sind (Taf. XXV Fig. 1). Das Gewebe der Schilder besteht aus einer homogenen, im unteren Theil des Schildes etwas längsstreifigen Grundsubstanz mit sehr kleinen Knochenkörperchen. In ihr trifft man besonders in den oberen Lagen einzelne grössere blutgefässführende Hohlräume und Haversische Canäle an. Die Oberfläche des Schildes wird von der locke-

ren subepidermoidalen Gewebsschicht (*p*) bedeckt, in welche die Zahnsockel (*h*) hineinragen. Die Verhältnisse sind hier ganz dieselben wie sie von den Knochenplättchen der Bauchhaut beschrieben wurden. Jeder Sockel besitzt eine trichterförmig nach abwärts sich verlängernde Höhle. Diese führt in einen kleinen in der Oberfläche des Schildes gelegenen Hohlraum, von welchem seitliche Canäle (*i*) entspringen und Blutgefässe aus der subepidermoidalen Cutislage aufnehmen. Die Befestigung des Zahnes ist wieder durch ein Ringband vermittelt.

Die Verbindungsweise der Schilder untereinander verdient jetzt noch eingehender betrachtet zu werden. Der Schilderung lege ich den in Taf. XXV Fig. 1 dargestellten Durchschnitt durch die Verbindungsstelle zweier Nachbarschilder zu Grunde. Man sieht hier wie die Randtheile sich allmälig verdünnen und in eine Kante auslaufen. Der vordere Randtheil (*F*) fällt abwärts ab, so dass seine Kante mit der unteren Seite des Schildes fast in gleichem Niveau sich befindet. Der hintere Randtheil (*G*) dagegen verschmälert sich nach oben, wodurch seine Kante in die subepidermoidale obere Cutisschicht (*p*) zu liegen kömmt. Dicht an der Kante erheben sich noch Sockel, welche wie schon früher erwähnt, die grössten Zähnchen auf dem ganzen Schilde tragen. Somit gleicht die hintere verdünnte Partie durch ihre oberflächliche Lage, durch ihren Zahnbesatz etc. vollständig einem Knochenplättchen aus der Bauchhaut von Hypostoma. — Die abfallende Fläche des hinteren und die aufsteigende Fläche des vorderen Schildes legen sich nun der Art über einander, dass zwischen ihnen ein kleiner Zwischenraum übrig bleibt. Dieser ist von Bindegewebsbündeln (*t*) ausgefüllt, welche schräg von einer Fläche zur anderen verlaufen und am Rande des Knochengewebes in dasselbe allmälig übergehen. Nach abwärts liegen diese Bündel unmittelbar der subcutanen Gewebsschicht auf. Durch ihre Dehnbarkeit wird der Lage der Schilder zu einander ein Spielraum gestattet und dadurch die Beweglichkeit des Panzers ermöglicht. Die Bündel sind gespannt, wenn die Schilder sich weiter von einander entfernen, wellenförmig gebogen dagegen, wenn sich dieselben stärker übereinander schieben. Nach ihrer Function können wir die Bündel als Zwischenschuppenbänder bezeichnen. Durch ihre Verknöcherung verschmelzen benachbarte Schilder zu grösseren Platten, wie dies von verschiedenen Stellen des Panzers bereits beschrieben worden ist.

Was die Entwicklungsweise der auf den vorhergehenden

Seiten beschriebenen Bildungen betrifft, so gelang es mir in die Entstehung der Hautzähne bei Hypostoma einen Einblick zu gewinnen. Die einmal angelegten Zähnchen sind nämlich keine bleibenden Bildungen, sondern sind zeitweise einer Erneuerung unterworfen, die sogar an einzelnen Stellen der Körperoberfläche, wie in der Bauchhaut zum Beispiel, eine ziemlich lebhafte zu sein scheint. Dass ein Wechsel der Hautzähne bei Hypostoma stattfindet, geht aus verschiedenen Thatsachen hervor. Als ich die Zähne von zwei verschieden grossen Exemplaren von Hypostoma untereinander verglich, so fand ich, dass die Zähne beim jüngeren Thiere bedeutend kleiner als beim älteren waren. Ferner traf ich auf den Knochenplättchen der Bauchhaut öfters einzelne Sockel, die keinen Zahn mehr trugen und die selbst theilweise durch Resorption zerstört waren. Drittens endlich nahm ich auf diesen Plättchen zwischen den ausgebildeten Zähnen auch häufig Zahnanlagen wahr, die auf verschiedenen Stufen der Ausbildung sich befanden. Die jüngsten von mir beobachteten Entwicklungsstadien zeigten bereits ein kleines Zahnspitzchen ausgeschieden (Taf. XXVI Fig. 3). Dasselbe liegt in der subepidermoidalen lockeren Gewebsschicht (*p*) und ist ringsum von einer zapfenartigen Verlängerung (*n*) der Oberhaut eingehüllt. Die dem Zahnspitzchen unmittelbar aufliegenden Epithelzellen haben an Grösse bedeutend zugenommen und bilden eine aus schmalen Cylinderzellen zusammengesetzte Schmelzmembran (*m*). Nach dem Ende des Epithelzapfens nehmen die Cylinderzellen an Höhe ab und gehen hier in die unterste Zellenschicht der Oberhaut über. Das Zahnspitzchen liegt über einer zellenreichen Papille, dem Dentinkeim, der sich von der umgebenden Bindegewebsschicht mit einer bogenförmigen Linie ziemlich scharf absetzt. Die obersten Zellen des Dentinkeims sind vergrössert und spindelförmig beschaffen und scheiden sich hierdurch als eine besondere Odontoblastenschicht (*l*) von den kleinen runden Zellen der Pulpaanlage. Das Zahnspitzchen besteht aus zwei Geweben, indem das abwärts in einen dünnen Rand auslaufende Dentinkäppchen auf seiner Oberfläche noch von einer nicht unbeträchtlichen Schmelzlage (*a*) überzogen wird. Je grösser durch weitere Anbildung von Dentin die Zähnchen werden, um so mehr dringen sie nach oben vor, indem sie die einhüllende Epidermis zuerst hügelartig emporheben und endlich mit ihrer Spitze durchbrechen. Zuletzt findet die Bildung des Sockels statt, über die ich keine Beobachtungen bei Hypostoma habe sammeln können.

Aus dem Mitgetheilten können wir uns schon ein ziemlich voll-

ständiges Bild von der Genese der Hautzähnchen bilden. Es geht daraus hervor, dass die Dentinkeime nicht unmittelbar unter der Oberhaut auf der freien Fläche der Cutis, sondern an zapfenartigen[1]) kleinen Wucherungen des Epithels in die subepidermoidale Gewebsschicht entstehen, dass ferner die Bildung der Zahngewebe unter Betheiligung des oberen und des mittleren Keimblattes erfolgt, indem aus letzterem der Dentinkeim, aus ersterem die Schmelzmembran hervorgeht.

Ueber die Neubildung von Zähnchen auf den Schildern des Panzers gelang es mir nicht Beobachtungen zu machen, ebenso wenig über die Art und Weise in welcher die Schilder sich vergrössern, doch glaube ich aus verschiedenen Umständen schliessen zu dürfen, dass das Hauptwachsthum am hinteren zahntragenden Rande stattfindet. Hauptsächlich schliesse ich dies daraus, dass die Zähne von vorn nach hinten an Grösse zunehmen, die grössten Zähne aber die zuletzt gebildeten sind.

Callichthys. Von der Gattung Callichthys habe ich zwei Arten, Callichthys longifilis und eine zweite Art, deren Speciesname sich nicht sicher feststellen liess, auf ihren Bau untersucht. Wie bei

---

[1]) Die Entwicklung der Hautzähne von Hypostoma, wie ich sie oben geschildert habe, gleicht vollkommen der Entwicklung der Zähne in der Mundhöhle der Teleostier. Wie aus den Untersuchungen von Owen, Heincke und Tomes hervorgeht und wie ich aus eigenen Beobachtungen weiter bestätigen kann, entstehen die jungen Anlagen einzeln an zapfenartig in die Tiefe gewucherten Verlängerungen der Oberhaut (Ersatzzapfen) zwischen den meist hechelartig angeordneten älteren Zähnen. Hierdurch unterscheidet sich die Zahnentwicklung der Teleostier von derjenigen der Selachier, Amphibien, Reptilien und Säugethiere, wo hinter den Zahnreihen die Oberhaut in Form einer zusammenhängenden Lamelle, einer Ersatzleiste, in das Schleimhautgewebe herabreicht. Die Zahnbildung ist hier auf eine bestimmte Stelle der Schleimhaut beschränkt, indem nur an der Aussenseite der Ersatzleiste Anlagen entstehen. Auf diesen wahrscheinlich durchgreifenden Unterschied zwischen Teleostiern und übrigen Wirbelthieren hat zuerst Tomes jüngst aufmerksam gemacht mit folgenden Worten:

»Passing from the sharks and rays to the osseous fish, I believe that a broad distinction may be laid down. In all mammals, reptiles, batrachia and elasmobranch fishes, successional teeth are derived, through the medium of their enamel organs, from their predecessors. In all osseous fish which I have examined, successional teeth appear to be produced de novo, i. e. from new inflections of the oral epithelium.«

(Quarterly Journal of microscopical science. Januar 1876. New Series. No. LXI pag. 48.)

Hypostoma, unterscheiden sich auch bei dieser Gattung der Rücken und die Seiten des Körpers durch ihre Bepanzerung von der Bauchgegend, welche bei einigen Arten ganz nackt, bei anderen nur mit kleineren Ossificationen bedeckt ist. Der Panzer von Callichthys weicht hauptsächlich in zwei Puncten, erstens in der Anzahl der ihn zusammensetzenden einzelnen Knochenstücke und zweitens in der Art der Bezahnung von den bei Hypostoma beschriebenen Einrichtungen ab. Während bei Hypostoma fünf Reihen von Schildern die Seite des Rumpfes bedecken, finden sich bei Callichthys (Taf. XXIII Fig. 3) nur zwei Reihen, welche vom Kopf bis zur Schwanzflosse reichen. Zwischen den oberen Reihen liegen ausserdem noch in der Mittellinie des Rückens kleine unpaare Knochenschilder dachziegelartig übereinander. Die Seitenschilder besitzen einen hinteren convexen Rand, mit welchem sie das nachfolgende Schild zum Theil bedecken. Sie haben eine ziemlich bedeutende Höhe, dagegen eine geringe Breite. Wie bei Hypostoma stossen hinter dem After die beiden unteren Schuppenreihen in der ventralen Mittellinie zusammen.

Der zweite Unterschied besteht in der Bezahnung der Panzerplatten. Während bei Hypostoma die gesammte freie Oberfläche der Schilder Zähnchen trägt, sind dieselben bei Callichthys nur auf den hinteren convexen Schuppenrand beschränkt und sind von solcher Kleinheit, dass sie leicht ganz übersehen werden. Der grösste Theil der Schuppenoberfläche ist vollkommen glatt und besitzt einen schmelzähnlichen Glanz.

Bei der Schilderung des Baues im Einzelnen werde ich die schon bei Hypostoma angewandte Reihenfolge einhalten und demnach mit der Bauchhaut beginnen.

Bei Callichthys longifilis fehlen Verknöcherungen in der Bauchhaut. Die Oberfläche der Cutis ist nur mit kleinen zottenförmigen Papillen bedeckt. Bei der zweiten von mir untersuchten Art dagegen liegen in der Bauchhaut kleine Knochenplättchen, die man eben noch mit unbewaffnetem Auge wahrnehmen kann. Sie sind weit geringer als bei Hypostoma entwickelt und werden, wie man an einem in Kalilauge aufgehellten Präparate am besten sieht, in grösseren Abständen von einander in der Cutis angetroffen; sie sind dünn und klein und tragen nur unbedeutend hervorspringende Knochenringe, auf welchen die sehr kleinen Zähnchen aufsitzen. Auch bei Callichthys findet man, wie bei Hypostoma, alle Uebergänge von Plättchen, die nur ein Zähnchen tragen, zu grösseren,

mit einer entsprechend bedeutenderen Anzahl (Taf. XXIII Fig. 6 und 7).

In Taf. XXVI Figur 2 ist ein Durchschnitt durch ein Plättchen mit einem Zahn dargestellt. Dasselbe ist mit seiner Basis in den obersten sich kreuzenden Bindegewebslamellen befestigt, und in seiner Grundsubstanz zeigt es einige wenige Knochenkörperchen; in seiner Mitte liegt eine kleine Höhle, die durch den Sockel mit der Pulpahöhle communicirt. Die sehr kleinen Zähnchen weichen in mehreren Puncten von der bei Hypostoma gegebenen Schilderung ab. In ihrem Innern enthalten sie eine schmale, in eine feine Röhre auslaufende Pulpahöhle. Dieselbe ist von einem sehr dünnen Dentinmantel umgeben, in welchem ich von Zahnbeinröhrchen auch keine Spur wahrnehmen konnte. Somit wird hier das Dentin von einer vollkommen homogenen Substanz gebildet. Die Zahnspitze ist von einer äusserst dünnen Schmelzlage bekleidet. An vielen Zähnchen schien mir diese sogar vollständig zu fehlen, da ich auch bei starker Vergrösserung und bei Anwendung von Salzsäure keine vom Dentin abweichende Substanz nachweisen konnte.

Abweichend von Hypostoma ist auch die Basis der Zähne bei Callichthys beschaffen (Taf. XXVI Fig. 2), indem dieselbe gerade abgestutzt ist und nicht die früher beschriebene zapfenartige dünnere Verlängerung aufweist. Die Basis sitzt daher auch nur dem wenig hervorspringenden Knochenring auf, mit welchem sie durch ein Ringband zusammenhängt, ohne in die Höhlung selbst einzugreifen.

In dem feineren Bau der Seitenschuppen zeigen die beiden von mir untersuchten Arten einige Verschiedenheiten von einander und zwar lässt die einfacheren Verhältnisse Callichthys ? erkennen, daher ich mich zur Schilderung derselben zunächst wende.

In der Art der Bezahnung weichen die grösseren Schuppen der Seite von den kleineren der Schwanzgegend ab. Wenn man eine grössere Seitenschuppe isolirt und bei schwacher Vergrösserung betrachtet, so trifft man nur an dem hinteren Rand auf eine einfache Reihe von Zähnchen (Taf. XXIII Fig. 3). Dieselben stehen dicht einer neben dem anderen. Ueber die Hautoberfläche ragen sie fast gar nicht hervor, da sie fast vollkommen horizontal in der Epidermis liegen und eine gleiche Richtung einhalten, wie die nach rückwärts etwas schräg aufsteigende Oberfläche der Schuppe (Taf. XXV Fig. 4). Wenn man daher die letztere gegen das Licht hält, so sieht ihr Rand sehr fein gezackt aus. Ueber die Verbindungsweise von Schuppe und Zähnchen geben Durchschnitte weiteren Aufschluss.

Wie Taf. XXV Figur 4 zeigt, verdünnt sich allmälig die Schuppe nach dem hinteren Rande (*G*) zu und läuft in eine Kante aus, welche die Breite der Zahnbasis besitzt. In der Kante befinden sich kleine seitlich nach Aussen mündende Hohlräume, über deren Oeffnung je ein Zähnchen beweglich aufsitzt. Die Verbindung wird durch ein Ringband vermittelt.

Von abweichender Beschaffenheit ist die Bezahnung an den kleinen Schuppen des Schwanzes, indem wir hier nicht nur an dem hinteren convexen Rand in einer einfachen Reihe dicht stehende Zähnchen antreffen, sondern auch auf der übrigen frei liegenden Oberfläche theils Zähnchen theils leere Knochenringe in grösseren Abständen von einander wahrnehmen Taf. XXV Fig. 6). Ausserdem liegen die Zähnchen nicht flach in der Haut, sondern stehen wie bei Hypostoma mehr senkrecht zur Oberfläche, indem ihre Spitze nach dem Schwanzende des Thieres zugeneigt ist. Die Schuppen bestehen aus einer homogenen Grundsubstanz, welche Knochenkörperchen und Haversische Canäle in geringerer Anzahl enthält. Ihre glatte Oberfläche wird von einer dünnen subepidermoidalen Bindegewebsschicht bedeckt, über der an den von mir untersuchten Exemplaren die Oberhaut abgestreift war. Den grössten Durchmesser besitzen die Schuppen in ihrer Mitte, wo sie die ganze Dicke der Cutis einnehmen und direct auf dem Unterhautbindegewebe aufliegen. Nach den Rändern zu verdünnen sie sich der Art, dass der hintere Rand (*G*) unmittelbar unter die Oberhaut, der vordere concave Rand (*F*) in der Nähe der subcutanen Gewebsschicht lagert. Die Verbindungsweise der Schuppen untereinander ist wie bei Hypostoma beschaffen, indem sich zwischen den übereinanderliegenden hinteren und vorderen Flächen Bindegewebsfasern als Ligament (Zwischenschuppenband) ausspannen (*t*).

Die Schuppen von Callichthys longifilis gleichen in der Stellung der Zähnchen und in der Beschränkung derselben auf den hinteren Rand den grösseren Schuppen der eben beschriebenen Art, besitzen dagegen noch in ihrer geweblichen Zusammensetzung einige besondere histologische Eigenthümlichkeiten. Es lassen sich nämlich in der Grundsubstanz der Schuppen mit Deutlichkeit drei verschiedenartige Schichten, eine untere, mittlere, und obere erkennen (Taf. XXV Fig. 5).

Die untere (*O*) und mittlere (*N*) Schicht bestehen aus Knochengewebe mit zahlreichen Knochenkörperchen, unterscheiden sich aber von einander durch den Verlauf und verschiedene Vertheilung

der Haversischen Canäle. In der unteren Schicht findet man nur wenige in verticaler Richtung aufsteigende Canäle, in der mittleren dagegen bilden dieselben ein dichtes Netzwerk. Von demselben dringen einzelne Canäle vertical in die dritte obere Schicht ein und stehen hier mit der dünnen subepidermoidalen Gewebslage in Verbindung. In ihrem Innern enthalten die netzförmig verzweigten Hohlräume Bindegewebe mit verästelten, schwarzen Pigmentzellen und Blutgefässe. Ihrer Wand liegt unmittelbar eine Schicht Osteoblasten an (Taf. XXV Fig. 2), von denen einzelne zur Hälfte in Lücken der Knochensubstanz selbst eingeschlossen sind. Ausserdem entspringen noch von der Oberfläche der Haversischen Canäle feine Röhrchen, die sich in der Grundsubstanz der Schuppe baumförmig verästeln und mit Ausläufern der Knochenkörperchen zusammenhängen.

Die oberste Schicht (*M*) ist die dünnste von Allen. Sie grenzt sich von der mittleren mit einer ziemlich geraden Linie, aber nicht scharf ab und unterscheidet sich von ihr durch den Mangel von Knochenkörperchen und ihre grössere Durchsichtigkeit. Sie fehlt auf dem tiefer in der Cutis versteckten vorderen Theil der Schuppe, ist am dicksten in deren Mitte und nimmt von da nach dem hinteren Rand allmälig ab. Agassiz hat diese Lage als Schmelz bezeichnet. Er lässt den Knochen nach der Oberfläche zu seine Knochenkörperchen nach und nach verlieren, durchsichtiger und brüchiger werden. So soll eine homogene, die Schuppe deckende Lage entstehen, welche zwar durch allmäligen Uebergang mit dem unterliegenden echten Knochengewebe zusammenhängt, aber als Schmelz von ihm unterschieden werden muss. — Ein Stück der oberen Schicht habe ich in Taf. XXV Fig. 2 bei starker Vergrösserung gezeichnet. Man erkennt hier in der homogenen Grundsubstanz erstens eine feine horizontale Streifung, die auf eine schichtenweise Ablagerung hindeutet. Zweitens sieht man dicht bei einander zahlreiche feine vertical von der Oberfläche zur mittleren Schicht herabsteigende Röhrchen, welche sich zum Theil dichotomisch verästeln und untereinander anastomosiren. Sie gleichen Zahnbein- oder Knochenröhrchen und hängen mit den Ausläufern der Knochenkörperchen der mittleren Schicht zusammen. Da die Oberfläche der Schuppe von einer dünnen zellenreichen Bindegewebsschicht bedeckt wird, so ist zu erwarten, dass von ihr Zellenausläufer in die Röhrchen eindringen. Bei Anwendung von Salzsäure wird die Grundsubstanz dieser Gewebsform nicht aufgelöst. Aus der gegebenen Beschreibung, besonders aber aus dem zuletzt angeführten chemischen Verhalten der

Salzsäure gegenüber geht klar hervor, dass die obere Lage der Schuppe kein Schmelz ist. Wir müssen sie vielmehr für eine modificirte Knochensubstanz mit Zahnbeinröhrchen erklären, wie sie von ähnlicher Beschaffenheit in den Knochen verschiedener Fischgattungen aufgefunden und beschrieben worden ist. Ihrer Entstehung nach wird dieselbe auf das zellenreiche subepidermoidale Gewebe zurückzuführen sein, von welchem sie auf die mittlere das Haversische Gefässnetz enthaltende Schicht der Schuppe aufgelagert worden ist.

2. Die mit dem inneren Skelet in Verbindung tretenden Belegknochen des primären Schultergürtels und des Primordialcranium.

Mit den Schildern des Rumpfes, deren Bau wir im vorhergehenden Abschnitt kennen gelernt haben, besitzen die Belegknochen des inneren Skeletes, des primären Schultergürtels und des Primordialcranium, bei den Panzerwelsen so viel Gemeinsames, dass zwischen beiden keine Grenze gezogen werden kann. Es fällt daher in das Bereich der mir gestellten Aufgabe, auch diese Bildungen bei der Untersuchung des Hautskelets mit zu berücksichtigen. Hierbei unterlasse ich es jedoch auf die Beschreibung, Vergleichung und Deutung der verschiedenen Skeletstücke im Einzelnen einzugehen, weil dieses nicht mehr in den Plan der vorliegenden Untersuchung gehört, und beschränke ich mich darauf, nur in kurzen Zügen die übereinstimmenden Merkmale hervorzuheben, welche die Panzerplatten des Rumpfes und die Belegknochen in Bau und Lage uns darbieten.

Bei den untersuchten Panzerwelsen finden sich an der Insertion der Brustflosse einzelne grössere Knochenstücke vor. Dieselben bilden die hintere Begrenzung der zu den Kiemen führenden Spalte, sie stützen den bei den Welsen so mächtig entwickelten ersten Strahl der Brustflosse und helfen mit für ihn eine Articulationsfläche bilden, sie liegen endlich dem primären Schultergürtel auf. Die näheren Beziehungen zu demselben habe ich nicht weiter untersucht, um die nicht mir gehörenden Untersuchungsobjecte zu schonen. Die in Rede stehenden Skelettheile müssen nach der Deutung, welche schon einzelne frühere Forscher, namentlich aber Bruch und Gegenbaur [1],

[1] Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Zweites Heft. 1865.

entsprechenden Knochen am Schultergürtel der Ganoiden und Teleostier gegeben haben, als Clavicularstücke bezeichnet werden.

Bei Hypostoma tragen dieselben auf ihrer Oberfläche dicht neben einander stehende Zähnchen von der schon früher beschriebenen Form und Beschaffenheit. Bei Callichthys dagegen ist die Oberfläche der Clavicularstücke glatt und glänzend, wie an den Schuppen des Rumpfes. Auch verläuft ihr hinterer Rand parallel dem hinteren Schuppenrand und trägt gleich diesem eine bis mehrere Reihen kleiner flachliegender Zähne. Ferner lassen sich auf einem Durchschnitt durch ein Clavicularstück bei Callichthys longifilis dieselben drei Schichten im Knochengewebe erkennen, die ich bereits bei der Beschreibung der Schuppen erwähnt habe.

Aehnliche Uebereinstimmungen wie die Belegknochen des primären Schultergürtels zeigen diejenigen des Primordialcranium. Bei Hypostoma finden wir dasselbe theils mit grösseren Knochentafeln, theils mit ziemlich kleinen unregelmässig polygonalen Plättchen bedeckt. Die grossen Tafeln nehmen die Mitte des Schädels ein und schliessen unmittelbar an die oberen Reihen der Rumpfschilder an, die kleinen Plättchen dagegen bedecken die gesammte Hautoberfläche zwischen dem oberen Mundrand und den Nasen- und Augenhöhlen, also die eigentliche Gesichtspartie des Kopfes. Die Oberfläche aller dieser Knochenstücke ist von sehr dicht stehenden Knochenringen bedeckt, auf welchen Zähnchen durch ein Ringband befestigt sind. — In dem Vorkommen grösserer Tafeln und kleinerer Plättchen in der das Primordialcranium überziehenden Haut zeigt sich eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung mit den Verhältnissen am übrigen Rumpfe, wo die Ossificationen der Bauchhaut von denen der Rückenhaut in gleicher Weise abweichen. Die Uebereinstimmung wird nur wenig dadurch verringert, dass die kleinen Knochenstücke des oberen Mundrandes, wie man auf einem Durchschnitte sieht, dicker sind, als die ihnen an Grösse entsprechenden Plättchen der Bauchhaut. Die ersteren bestehen aus einem sehr porösen Knochengewebe, welches grosse Haversische Hohlräume und Canäle enthält.

Bei Callichthys besitzen die Belegknochen des Schädels eine regelmässigere Form und eine schärfere Abgrenzung von einander als bei Hypostoma; namentlich aber ist ihre Anzahl eine weit mehr beschränkte. An die Stelle der vielen kleinen Knochenplättchen am Gesichtstheil des Schädels von Hypostoma treten hier einige wenige grössere, nach Form und Lage schärfer bestimmtere Stücke. Bei Callichthys unterscheiden sich die Belegknochen des Schädels von

den Schuppen des Rumpfes erstens durch ihre mosaikartige Anordnung, indem sie sich nicht dachziegelartig decken, zweitens durch ihre polygonale und wechselnde Form, welche den verschiedenen Gegenden des Schädels angepasst ist, drittens endlich dadurch, dass ihnen die Zähne fehlen, welche am freien hinteren Rand der Rumpfschilder und der Clavicularstücke sich vorfinden. Dagegen gleichen sie denselben vollkommen durch ihre oberflächliche Lage dicht unter der Epidermis, durch die glatte spiegelnde Beschaffenheit ihrer Oberfläche und in ihrer histologischen Zusammensetzung. Untersucht man einen Knochen, am unteren Augenhöhlenrand zum Beispiel, auf einem Durchschnitt, so kann man wie an den Schuppen drei Schichten im Knochengewebe unterscheiden, eine untere Schicht mit einzelnen vertical aufsteigenden Gefässen, eine mittlere mit einem dichten Gefässnetz und eine obere homogene, feingeschichtete mit Zahnbeinröhrchen versehene. Besonders hervorzuheben ist noch eine Eigenthümlichkeit, welche der am unteren Augenhöhlenrand gelegene Knochen darbietet. Von seiner Innenfläche entspringt nämlich am oberen Rand unter rechtem Winkel eine Lamelle, die aus einfachem Knochengewebe besteht, nach einwärts und bildet einen knöchernen Boden für die Augenhöhle. Der im Uebrigen ganz an der Hautoberfläche gelegene Knochen gewinnt hierdurch Beziehungen zu tiefer gelegenen Theilen.

Wenn wir jetzt auf die mitgetheilten Beobachtungen dieses Abschnittes zurückblicken und auf Grund derselben die Stellung der Belegknochen des inneren Skelets zu den übrigen Hautossificationen festzustellen suchen, dann kann es keinem Zweifel unterliegen, dass beide in den wesentlichsten Beziehungen mit einander übereinstimmen und dass den übereinstimmenden Momenten gegenüber die Verschiedenheiten in Grösse, Form etc. ganz in den Hintergrund treten.

3. Das secundäre Flossenskelet.

Die Ansicht, dass die Flossenstrahlen der Fische zu den Integumentossificationen gerechnet werden müssen, ist ziemlich jungen Datums. Aeltere Anatomen erblickten in ihnen Theile, welche den Phalangen der höheren Thiere entsprechen sollten. Eine richtigere Auffassung bahnte Stannius an, indem er die Flossenstrahlen als den Fischen durchaus eigenthümliche Elemente bezeichnet, welche

die Stelle der Phalanges digitorum functionell vertreten, ohne ihnen morphologisch irgend zu entsprechen[1]). Den Unterschied zwischen beiden Bildungen, den Phalangen und den Flossenstrahlen, hob darauf Bruch[2]) in seinen vergleichend-osteologischen Mittheilungen 1862 schärfer hervor, indem er sich auf die Genese beider Theile stützte. Er zeigte, dass die Phalangen der Extremität der höheren Thiere stets knorplig, die Flossenstrahlen dagegen gleich von Anfang an knöchern angelegt werden. Gestützt »auf das Gesetz, dass homologe Theile gleiche Entwicklung haben«, rechnet er die letzteren zu dem secundären Skelet, und bezeichnet sie an einer Stelle als Deckstücke. Hierdurch trennt er sie als eine der Classe der Fische eigene Bildung scharf von den wahren Phalangen, welche ihrer Genese nach zum primären Skelet gehören. Den von Bruch eingeschlagenen Weg weiter verfolgend[3]) hat Gegenbaur die Flossenstrahlen dem Hautskelet der Fische zugetheilt[4]) und hat endlich in seinem Grundriss[5]) die Flossenplättchen mit den Schuppen des übrigen Integumentes verglichen und die Vermuthung ausgesprochen, dass jene von diesen ableitbare Bildungen sein möchten. In gleicher Richtung hat Baudelot[6]) in letzter Zeit eine Ansicht geäussert und dieselbe auch im Einzelnen genauer durchzuführen versucht. Indem er beim Barsch in dem Gewebe der Flossenplättchen geschichtete runde Concretionen aufgefunden hat, die den sogenannten Schuppenkörperchen (corpuscules des écoelles) vollkommen entsprechen, versucht er hierauf »die Verwandtschaft, die Gemeinsamkeit des Ursprungs« zwischen Flossenstrahlen und Schuppen zu begründen. Die Furchen, welche die aufeinander folgenden Gliedstücke eines Strahles trennen, vergleicht er den radiär ausstrahlenden Furchen der Schuppen und betrachtet sie als Analoga derselben.

Nach diesem historischen Excurs gehe ich zur Beschreibung des

---

[1]) Stannius. Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Berlin 1854. pag. 93.

[2]) Bruch. Vergleichend-osteologische Mittheilungen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XI pag. 165.

[3]) Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Heft. 1865. pag. 147.

[4]) Gegenbaur. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1870. pag. 594, pag. 674—76.

[5]) Gegenbaur. Grundriss der vergleichenden Anatomie 1874. pag. 427.

[6]) Baudelot. Observations sur la structure et le développement des nageoires des poissons osseux. Archives de zoologie expérimentale Tome II. 1873. pag. XVIII.

Flossenskelets von Hypostoma und Callichthys über, das ich erst als Ganzes, dann in seinen einzelnen Theilen genauer schildern werde.

Die Panzerwelse besitzen ein Paar Brust- und ein Paar Bauchflossen, ferner 4 unpaare Flossen, eine After-, eine Schwanz- und 2 Rückenflossen. Von den letzteren ist die erste Rückenflosse wohl entwickelt, die zweite dagegen sehr klein und verkümmert. Von den der Flosse zur Stütze dienenden knöchernen Strahlen unterscheidet sich der erste in seiner Beschaffenheit von allen folgenden. An den Brustflossen ist der erste Strahl ein besonders mächtig entfaltetes Skeletstück, das mit dem primären und secundären Schultergürtel durch ein Gelenk verbunden ist. Bei Hypostoma bildet dasselbe einen runden etwas nach rückwärts gekrümmten langen dicken Stab, dessen gesammte Oberfläche mit Zähnchen dicht bedeckt ist. Bei Callichthys ist derselbe Strahl zahnlos und läuft in eine scharfe Spitze aus. Die ersten Strahlen der übrigen Flossen bestehen nur an der Basis aus einem festen unbiegsamen Knochenstab, nach dem Ende zu werden sie weich und biegsam, indem sie sich aus einzelnen aneinandergereihten Knochenstückchen zusammensetzen.

Alle übrigen Flossenstrahlen sind gegliedert. An der Basis sind dieselben einfach, nach der Peripherie zu zerfallen sie dagegen in eine Anzahl feinerer, nach und nach dünner werdender Strahlen, indem sie sich gleichsam mehrmals hintereinander dichotomisch theilen (Taf. XXIII Fig. 1). Jeder Flossenstrahl wird von zwei Reihen von quadratischen oder oblongen Knochenplättchen gebildet, die je einer Seite des Integumentes angehörig einander gegenüberliegen. Wenn man von einer Flosse ein Stück abschneidet, so kann man dasselbe mit Nadel und Pincette leicht in zwei Blätter zerspalten. Bei diesem Verfahren werden auch die gegliederten Flossenstrahlen der Länge nach halbirt und werden in zwei Reihen von Knochenplättchen zerlegt, deren je eine in einer Hautlamelle festhaftet.

Die Anzahl der gegliederten Strahlen ist sowohl nach den einzelnen Flossen, als nach der Species eine verschiedene, wie sich dies aus folgenden Formeln am besten ersehen lässt.

Hypostoma Commersonii:

D. $^1/_7$; A. 5; C, 16, P. $^1/_6$, V. $^1/_5$.

Callichthys longifilis.

D. $^1/_8$, A. 8; C. 14, P. $^1/_9$, V. 6.

Eine von allen übrigen abweichende Beschaffenheit besitzt die zweite, rudimentäre Rückenflosse. Sie bildet eine kleine Hautfalte, die nur in ihrem vorderen Rande einen ungegliederten Strahl zur Stütze besitzt, sonst aber jeder Verknöcherungen entbehrt.

Den feineren Bau dieser Theile habe ich am eingehendsten bei Hypostoma untersucht, welches Object daher auch der folgenden Darstellung hauptsächlich als Grundlage dient. An erster Stelle werde ich die gegliederten Strahlen, im Anschluss an sie den abweichend beschaffenen ersten Strahl der einzelnen Flossen abhandeln.

Die Knochenplättchen, aus deren Aneinanderreihung die Gliederstrahlen der Flossen hervorgehen, lassen sich durch Erwärmen in verdünnter Kalilauge leicht vollkommen von einander isoliren. Sie unterscheiden sich in Form und Grösse nach den verschiedenen Gegenden der einzelnen Flosse, je nachdem sie der Basis derselben näher oder entfernter liegen. An der Flossenperipherie sind die Plättchen klein und dünn, platt und von regelmässig oblonger Form (Taf. XXIII Fig. 11 u. 12, Taf. XXVIII Fig. 5). Von ihrer freien Fläche erheben sich wie bei den Hautossificationen des Rumpfes kleine Knochenringe (*h*), deren Anzahl sich durchschnittlich auf zehn beläuft. Bei seitlicher Ansicht sieht man sie ziemlich weit über das dünne Plättchen vorspringen und erkennt man zugleich, dass ihre Oberfläche nach rückwärts schräg abgestutzt ist (Taf. XXIII Fig. 12). Je mehr wir uns von der Peripherie der Flossenbasis nähern, um so breiter und dicker werden die Plättchen. Sie verlieren dabei ihre flache Beschaffenheit, indem sie mehr und mehr über die untere Fläche gekrümmt werden und endlich an derselben eine tiefe rinnenartige Aushöhlung aufweisen. Auf ihrer der Epidermis zugewandten Fläche tragen sie hier entsprechend grössere Knochenringe.

Alle Flossenplättchen sind mit Zähnchen bedeckt, welche den Knochenringen aufsitzen und nach Bau und Befestigung den Zähnchen des Rumpfes gleichen, dagegen in der Form sich von ihnen etwas unterscheiden, indem sie schlanker und stärker hakenförmig gekrümmt sind. Wie die Grösse der Flossenplättchen und Knochenringe, so ist auch die Grösse der Zähnchen wieder je nach den Gegenden der Flosse eine sehr verschiedene. Die kleinsten stehen auf den letzten Plättchen der Flossenstrahlen, von hier nach der Basis derselben nehmen sie allmälig an Grösse zu und ragen für das unbewaffnete Auge leicht erkennbar als Stacheln über das Integument hervor.

Ueber die Lage der Flossenplättchen und über die Befestigungsweise derselben untereinander müssen wir uns auf Längs- und Querschnitten unterrichten. Wenn wir nahe durch das Ende eines Flossenstrahles einen Längsschnitt (Taf. XXVI Fig. 6) legen, so sehen wir, dass die dünnen Plättchen der beiden Integumentseiten ganz dicht auf einander liegen und nur durch einen schmalen von fasrigem Bindegewebe ausgefüllten Zwischenraum getrennt sind. Sie bestehen aus echter Knochensubstanz mit einzelnen Knochenkörperchen. Auf ihrer Oberfläche sind sie von einer dünnen subepidermoidalen Bindegewebsschicht (*p* bedeckt, von welcher auch die Sockel und ein kleiner Theil der Zahnbasis eingehüllt werden. Die in einer Reihe sich folgenden Plättchen stossen mit ihren Endflächen fast unmittelbar aneinander und sind durch straffe Bindegewebsfasern (*t*), die der Länge nach von einem Knochenrand zum anderen verlaufen, innig verbunden. Da die Fasern sich von dem umgebenden Gewebe scharf absetzen, kann man sie als ein besonderes Ligament, als Längsband der Flossenplättchen (*t*) bezeichnen. Die gegenüberliegenden einen Flossenstrahl zusammensetzenden Plättchen der beiden Integumentseiten entsprechen einander vollkommen in Grösse. Form und Lage. Ihre Articulationsstellen liegen genau übereinander. Je zwei opponirte Plättchen bilden daher zusammen ein Glied des Flossenstrahles und fungiren bei allen Bewegungen desselben, wie ein einziges Knochenstück.

Einen Einblick in eine Reihe wichtiger Veränderungen an den Flossenplättchen liefert eine grössere Anzahl von Querschnitten, die in verschiedenen Entfernungen von einander durch einen Flossenstrahl von der Peripherie nach der Basis zu angefertigt werden. Sie erklären uns die schon früher beschriebenen Veränderungen, welche die Flossenplättchen in ihrer Form. Grösse und Lage erleiden, und werfen Licht auf die Erscheinung, dass der an seiner Basis einfache Strahl sich mehrfach dichotomisch theilt und dadurch in immer feiner werdende Strahlen zerfällt.

Eine Auswahl solcher Schnitte ist in Taf. XXVI Fig. 1 u. 5, Taf. XXVII Fig. 1—4 dargestellt worden. Der erste Schnitt Taf. XXVI Fig. 5 geht durch ein Stück Flosse dicht jenseits der Stelle, wo ein Flossenstrahl sich in seine letzten Zweige gegabelt hat, so dass wir zwei Plattenreihen dicht neben einander liegen sehen. Zur besseren Verständigung wollen wir im Folgenden die genäherten Ränder zweier Plättchenreihen als die inneren, die diesen entgegengesetz-

ten als die äussern benennen. Auf ihrer untern Fläche sind die Plättchen ein wenig rinnenförmig gekrümmt, und ist der Abstand zwischen den opponirten Seiten eines zusammengehörigen Paares ein grösserer geworden, als es der Längsschnitt (Taf. XXVI Fig. 6) zeigte, welcher noch mehr der Flossenperipherie entnommen ist. Das den Zwischenraum ausfüllende Bindegewebe besitzt eine besondere Anordnung in der Art, dass die Fasern vom Längsrande des einen Plättchens zu dem entgegengesetzten Rande des andern verlaufen (*u*). Hierdurch ist ein Band entstanden, welches die ein Flossenglied bildenden Plättchen zusammenhält und als Kreuzband weiterhin bezeichnet werden soll.

Je mehr wir uns auf einer Reihe weiterer Schnitte von der Flossenperipherie entfernen, um so mehr sehen wir die beiden Plättchenreihen sich nähern und endlich mit ihren inneren Rändern sich berühren (Taf. XXVI Fig. 4). Zugleich mit diesem Ortswechsel erleiden auch die zwei opponirten Plättchen eines Gliedes in ihrer Lage zu einander eine Veränderung. Während nämlich ihre äussern Ränder ihre ursprüngliche Stellung beibehalten, entfernen sich die inneren allmälig von einander. Die beiden Plättchen drehen sich gewissermassen um ihre äussern Ränder als Drehungsaxe. Indem sie hierdurch ein schräge Stellung erhalten, schliessen sie einen median sich öffnenden spitzen Winkel ein. Derselbe vergrössert sich, bis die Nachbarplättchen zweier Reihen mit ihren inneren Rändern sich berühren und durch querverlaufende Bindegewebsfasern fest verbinden. Zwei zusammentretende Plättchenreihen bilden derart einen knöchernen Bogen, durch welchen die entsprechenden Stellen der Flosse emporgewölbt und verdickt werden. — Die hier beschriebene Metamorphose erstreckt sich auch auf das zwischen zwei Plättchen ausgespannte Kreuzband (Taf. XXVI Fig. 5 *u*). Dasselbe wird immer mehr unkenntlich, je mehr die Flossenplättchen die verschiedenen Lageveränderungen eingehen. An seiner Stelle tritt jetzt ein neues System von Bindegewebsfasern auf, welches sich zwischen den Plättchen der Nachbarstrahlen ausspannt. Indem diese immer deutlicher werden und einen regelmässigen Verlauf erkennen lassen, erhalten wir endlich die in Figur 4 dargestellte Anordnung (*u*). Von dem einen Rand des aus zwei Plättchen entstandenen knöchernen Bogens verlaufen Faserzüge zu dem entgegengesetzten Rand des gegenüberliegenden Bogens. Alle vier Plättchen werden mithin jetzt durch ein Kreuzband in ganz derselben Weise, wie früher zwei opponirte Flossenplättchen verbunden. Sie haben daher jetzt

auch eine Function gemeinsam übernommen und wirken bei allen Bewegungen der Flosse wie ein Glied des Strahles. Diese functionelle Uebereinstimmung führt bald dahin, dass je zwei Nachbarplättchen auch anatomisch ein Skeletstück bilden, indem die Bindegewebsfasern, welche die sich berührenden inneren Ränder verbinden, in Knochengewebe sich umwandeln[1]. Das so durch Verschmelzung zweier entstandene Flossenplättchen besitzt eine oblonge Form und gleicht hierdurch im Allgemeinen einem der früher beschriebenen, dagegen hat es an Dicke zugenommen und trägt auf seiner Oberfläche grössere Knochenringe mit grösseren Zähnen, ferner ist es breiter und tiefer rinnenartig ausgehöhlt. In Folge des zuletzt erwähnten Umstandes umschliessen zwei zusammengehörige opponirte Plättchen einen grösseren canalförmigen Raum, in welchem sich das gleichfalls neugebildete Kreuzband ausspannt. Die Lücken oberhalb und unterhalb desselben werden durch lockeres Bindegewebe ausgefüllt, in welchem Blutgefässe und Nerven verlaufen.

Die dichotomische Theilung der Flossenstrahlen erklärt sich nach den mitgetheilten Beobachtungen in einfacher Weise. Sie ist auf eine von der Flossenbasis nach der Peripherie zu erfolgende Verschmelzung zweier einfacher Strahlen zu einem zusammengesetzten zurückzuführen.

Derselbe Process, den wir in seinen Einzelheiten soeben kennen gelernt haben, wiederholt sich noch mehrmals, wenn wir uns weiter der Insertion der Flosse nähern, und lassen sich die einzelnen Stadien des Processes, wie sie in den Figuren 1—4 Taf. XXVII dargestellt sind, noch deutlicher als früher erkennen. Ich will daher dieselben an diesem Falle noch einmal kurz vorführen.

Als Ausgangspunct dient uns jetzt das in Taf. XXVI Figur 4 dargestellte, durch Verschmelzung von vier Plättchen entstandene Flossenglied. Auf einem von der Peripherie entfernter angelegten Schnitte, der in Taf. XXVII Fig. 1 bei schwächerer Vergrösserung als in Taf. XXVI Fig. 4 gezeichnet ist, sind zwei Strahlen nahe zusammengetreten und nur noch durch einen kleinen Zwischenraum von einander getrennt. Auf der folgenden Figur 2 hat sich der Zwischenraum bedeutend verkleinert. Die sich fast berührenden Nachbarplättchen sind durch querverlaufende Bindegewebsfasern ver-

[1] Vergleiche Taf. XXVI Fig. 4, in welcher die beiden oberen Plättchen noch unverschmolzen, die unteren zu einem Skeletstück umgewandelt sind.

bunden. Die inneren Ränder je zweier opponirten Plättchen haben, während die äusseren ihre Lage beibehalten haben, sich weiter von einander entfernt. Hierdurch communiciren jetzt die zwei im Innern der beiden Flossenstrahlen liegenden Canäle mit einander und umschliessen gemeinsam einen achterförmig gestalteten Raum. Auf dem dritten von mir abgebildeten Stadium (Taf. XXVII Fig. 3) ist die Entfernung zwischen den inneren Rändern noch grösser geworden, der von zwei Plättchen eingeschlossene, im vorigen Falle spitze Winkel ist zu einem stumpfen geworden. Alle vier Plättchen umschliessen daher gemeinschaftlich einen ovalen hochgewölbten Canal. Die in Figur 2 noch deutlich vorhandenen zwei Kreuzbänder (*u*) sind unkenntlicher geworden, indem neue Faserzüge zwischen den entgegengesetzten Rändern der seitlich zusammengetretenen Flossenplättchen sich ausspannen (Fig. 3). Auf dem letzten Stadium (Fig. 4) endlich ist das die inneren Ränder zweier Nachbarplättchen verbindende Bindegewebe verknöchert. Aus zwei ist wieder ein noch stärker rinnenförmig ausgehöhltes Skeletstück entstanden, welches, wenn wir die Reihe der Metamorphosen von Anfang an berücksichtigen, vier ursprünglich flache Flossenplättchen in sich vereinigt enthält. Die zwei Stücke eines Gliedes des durch Verschmelzung zweier Flossenstrahlen entstandenen einfachen Strahles werden jetzt wieder wie in dem zum Ausgangspunct genommenen Falle (Taf. XXVI Fig. 4) durch ein wohl entwickeltes Kreuzband (*u*) verbunden.

Derselbe Process kann sich nach der Basis der Flosse zu noch ein- oder zweimal wiederholen. Hierdurch werden die Flossenplättchen, welche zunächst acht, dann sechzehn ursprüngliche Elemente enthalten, immer breiter und schliessen, während sie an der Peripherie der Flosse ursprünglich ganz flach einander gegenüberliegen, vermöge ihrer stärker werdenden rinnenförmigen Aushöhlung je näher der Flossenbasis einen um so grösseren und höheren Canal ein. Sie springen daher über die Oberfläche der Flosse immer stärker wallartig hervor.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen werden die einzelnen Plättchen, wie wir schon früher gesehen haben, auch dicker und von zahlreicheren und grösseren Haversischen Canälen durchsetzt. Ferner tragen sie bedeutend grössere Knochenringe und Zähne, eine Erscheinung, die mir jetzt noch näher zu erklären bleibt.

Ich habe bisher unerwähnt gelassen, dass man über den Knochenplättchen auch häufig in Entwicklung begriffene Zähne antrifft. Wir können hieraus schliessen, dass auch am secundären Flossen-

skelet ein Wechsel der Zähne in derselben Weise wie über den Knochentafeln des Rumpfes stattfindet. Die neu sich bildenden Zahnanlagen der Ersatzzähne sind ferner grösser als die an der Flossenperipherie entstehenden. So erklärt sich aus beiden Momenten, aus dem Stattfinden eines Zahnwechsels und aus der verschiedenen Grösse der sich folgenden Zahngenerationen die Erscheinung, dass die durch Verschmelzung entstandenen, der Basis der Flosse näher gelegenen, grösseren Plättchen auch grössere Zähne und Knochenringe aufweisen.

Den bei Hypostoma ausführlicher beschriebenen Verhältnissen entspricht im Allgemeinen der Befund bei Callichthys. Auch hier zerfallen die gegliederten Strahlen des Flossenskelets nach der Peripherie in eine Anzahl feinerer Zweige, welche aus dünnen, flachen Plättchen bestehen. Wenn man eine Flosse in ihre zwei Integumenthälften, wie früher angegeben, zerlegt und mit Kalilauge aufhellt, so kann man leicht beobachten, wie zwei Reihen von Flossenplättchen sich nähern und endlich zu einer einfachen Reihe breiterer Plättchen verschmelzen. Durch mehrfache Wiederholung dieses Processes werden die Flossenplättchen nach der Basis zu immer breiter und stärker gewölbt. Auf ihrer Oberfläche tragen die Flossenstrahlen nur unbedeutend erhöhte Knochenringe und auf diesen kleine Zähnchen, welche sich von denen des übrigen Rumpfes durch ihre stark hakenförmig gekrümmte Gestalt auszeichnen. Sie bestehen aus einer dünnen Dentinschicht, welche keine Zahnbeinröhrchen enthält, und laufen in eine scharfe von Schmelz gebildete Spitze aus. Von der Peripherie nach der Basis der Flosse nehmen die Zähnchen an Grösse zu.

Die Bezahnung ist an den einzelnen Flossen von Callichthys longifilis eine verschieden starke; am stärksten ist dieselbe an den Brust- und Bauchflossen, dagegen tritt sie an der Schwanzflosse mehr zurück und fehlt hier ganz auf den Plättchen in der Nähe der Flosseninsertion. Dieselben besitzen die gleiche glatte Oberfläche, wie die Schuppen des Rumpfes.

Ein Punct ist hier besonders hervorzuheben, in welchem Callichthys von Hypostoma abweicht. Je mehr wir uns dem basalen Theile eines Strahles der Schwanzflosse nähern, um so mehr sehen wir die Quergliederung desselben undeutlich werden und schliesslich ganz verschwinden. Die Basis des Flossenstrahles scheint bei äusserlicher Betrachtung ein ungegliedertes Knochenstäbchen zu sein (Taf. XXIII Fig. 1 P_1). Sicheren Aufschluss hierüber gibt uns die

Untersuchung eines Längsschnittes, von dem ein Stück in Taf. XXVII Fig. 7 dargestellt ist. An dem distalen Ende desselben erblickt man die Durchschnitte von aneinander gereihten Flossenplättchen, die durch Bindegewebsfasern (*t*) verbunden sind. An diese schliesst sich proximal ein grösseres Knochenstück (*P*) von dem nur ein kleiner Theil in der Abbildung zu sehen ist. An Einsprüngen und unverkalkten Stellen, die in Abständen von der Länge eines Flossenplättchens sich folgen, erkennt man noch, dass auch hier ursprünglich ein gegliederter Zustand vorgelegen hat, der aber durch Verknöcherung der Zwischenligamente der Plättchen mehr und mehr verloren gegangen ist. An der Basis der Schwanzflosse hat mithin nicht nur eine seitliche, sondern auch eine Längsverschmelzung von Flossenplättchen stattgefunden. Die Mitte des so gebildeten Knochenstabes wird von einem cylindrischen Canal eingenommen, der von Fettgewebe ausgefüllt ist. Er wird von querverlaufenden Bindegewebsbündeln durchkreuzt, die mit ihren beiden Enden in das Knochengewebe übergehen.

Von den gegliederten Strahlen unterscheidet sich in mehrfacher Hinsicht, wie bereits am Eingange dieses Abschnittes bemerkt wurde, der erste Strahl der verschiedenen Flossen, welchen wir jetzt näher untersuchen wollen.

An den Bauchflossen, der ersten Rücken- und der Afterflosse von Hypostoma bildet der erste Strahl einen drehrunden, dünnen Stab, der an seiner basalen Hälfte unbiegsam ist, nach oben aber allseitig beweglich wird.

Wenn man von dem beweglichen Theil ein Stück in dünner Kalilauge erwärmt, so zerfällt es in lauter kleine, unregelmässig beschaffene Knochenplättchen (Taf. XXIII Fig. 8). Dieselben besitzen eine ausgehöhlte untere Fläche, sie sind breiter als die Flossenplättchen der gegliederten Strahlen, dagegen in der Längenrichtung wenig entwickelt. Auf Querschnitten erkennt man, dass zwei derartig beschaffene Plättchen zusammengehören, indem sie einander opponirt sind und ein Glied der biegsamen Strahlenhälfte bilden (Taf. XXVII Fig. 5). Mit ihren seitlichen Rändern liegen sie ziemlich dicht an einander und umschliessen gemeinsam, da ihre unteren Flächen rinnenförmig ausgehöhlt sind, in derselben Weise wie es bei den gegliederten Flossenstrahlen der Fall ist, einen canalförmigen mit Bindegewebe und Blutgefässen ausgefüllten Raum. Auf Längsschnitten (Taf. XXVII Fig. 6) sehen wir die Knochenstückchen in regelmässiger Weise aneinandergereiht, indem eins an

das andere dicht anschliesst und mit ihm durch straffes Bindegewebe, durch eine Art Längsband (*l*), verbunden ist. Die Knochensubstanz der Plättchen ist von zahlreichen Haversischen Räumen durchsetzt, wodurch sie eine spongiöse Beschaffenheit erhält. Auf der freien Fläche der Plättchen stehen dicht gedrängt weit hervorspringende Sockel, welche die am ersten Strahl stärker entwickelten Zähne tragen (Taf. XXIII Fig. 8 *h*).

Der basale ungegliederte Theil des ersten Flossenstrahles (Taf. XXVII Fig. 8) besitzt in seinem Innern einen vollständig runden von fettreichem Bindegewebe ausgefüllten Canal. Derselbe ist von einem zusammenhängenden Mantel von stark spongiösem Knochengewebe umgeben, das ein reiches Blutgefässnetz enthält. Auf Längsschnitten ist hier eine Gliederung in hintereinanderliegende Segmente nicht mehr wahrzunehmen; dagegen sieht man etwa in der Mitte des Strahles den gegliederten und den ungegliederten Theil continuirlich in einander übergehen, indem die Längsbänder zwischen den an der Spitze des Strahles aneinandergereihten Knochenplättchen nach der Basis desselben mehr und mehr verknöchern und endlich ganz unkenntlich werden.

Wie die Basis der so eben beschriebenen Strahlen, so ist in seiner ganzen Ausdehnung der erste mächtig entwickelte Strahl der Brustflosse beschaffen. Derselbe ist durchweg unbiegsam und hart. Er besteht aus einem Cylinder von spongiöser Knochensubstanz, welcher einen grossen runden Canal mit fettreichem Bindegewebe umgibt. Von der Oberfläche der netzförmig verzweigten Knochenbälkchen erheben sich dicht aneinander die ziemlich grossen Sockel, von welchen die hier weit vorspringenden Zähne getragen werden. Eine Gliederung ist weder an der Basis noch an der Spitze des Strahles vorhanden.

In der rudimentären zweiten Rückenflosse von Hypostoma endlich findet man an der Stelle der Flossenstrahlen nur eine einzige kleine Knochenplatte vor, welche auf ihren beiden Flächen mit Zähnchen bedeckt ist. Durchschnitte zeigen, dass die Platte aus zwei Lamellen besteht, welche einen spaltförmigen Raum begrenzen und mit ihren vorderen Rändern untereinander verschmolzen sind.

Bei Callichthys zeigt der erste Strahl an der After- und Bauchflosse nichts besonders Bemerkenswerthes, an der Brust- und ersten Rückenflosse dagegen besteht er aus einem harten, in eine scharfe Spitze auslaufenden Stachel. Die Oberfläche desselben ist glatt und entbehrt des Zahnbesatzes. Im Inneren besitzt er wie bei

Hypostoma eine bis zur Spitze vordringende Höhlung, die mit Bindegewebe ausgefüllt ist. Die Grundsubstanz des Stachels ist compact und wird in ihren mittleren Lagen von einem Netzwerk Haversischer Canäle durchsetzt. Bei Callichthys longifilis ist der hintere Rand der Länge nach fein gezähnelt. Diese Zähne sind indessen nur Fortsätze der Knochensubstanz und haben daher mit den eigentlichen Dentinzähnen nichts zu schaffen. —

An die Darstellung des Baues des Flossenskelets reihe ich einige Beobachtungen an, die ich über die Entstehung der Flossenplättchen bei Hypostoma gemacht habe.

Nach der Peripherie zu verdünnen sich die Flossen in eine sehr feine Hautlamelle. Bringt man dieselbe unter das Mikroskop, so sieht man, wie in einiger Entfernung vom Rande die Flossenstrahlen aufhören und in ihrer Verlängerung Bündel von parallelen, ziemlich dicken, glänzenden Fäden auftreten (Taf. XXVIII Fig. 5 *w*). Dieselben bestehen aus einer vollkommen homogenen und structurlosen Substanz. Indem sie etwas divergiren, dringen sie bis in den feinsten Flossensaum ein, verdünnen sich allmälig und enden zugespitzt. Die Bündel werden, wenn man ein Flossenstück in der früher angegebenen Weise halbirt, in zwei jeder Integumentseite angehörige Hälften ganz wie die Flossenstrahlen zerlegt. Man hat diese Gebilde, welche bei den Selachiern und Dipnoi in reicherer Entfaltung den Flossen zur Stütze dienen, als Hornfäden bezeichnet. An der Bildung der Flossenplättchen nehmen dieselben Theil, indem sie einmal die erste Grundlage für sie abgeben und ferner ganz in ihre Zusammensetzung mit eingehen.

Ueber den Vorgang lässt sich Folgendes beobachten. Meiner Schilderung lege ich den in Taf. XXVIII Figur 5 abgebildeten Fall zu Grunde.

In einiger Entfernung von der Peripherie werden die Hornfäden oberflächlich mit einer dünnen sclerosirten Gewebslage überzogen (*z*). Dieselbe bildet ein ganz dünnes Schleierchen, durch welches das unterliegende Bündel Hornfäden deutlich durchschimmert. Das Schleierchen ist an zwei Stellen durch einen unverkalkten quer verlaufenden Spalt (*t*) unterbrochen. Die Ränder dieses Spaltes sind scharf markirt, indem an ihnen die Ablagerung der Kalksalze eine reichlichere ist und die Verknöcherung in dem Gewebe zwischen den einzelnen Hornfäden weiter in die Tiefe gedrungen ist. Durch die zwei unverkalkten Querstreifen wird die sclerosirte Gewebslage

in ein kleines distales unregelmässiges und in ein grösseres proximales oblonges Plättchen zerlegt. Das letztere gleicht in Grösse und Form einem Flossenplättchen, dessen erste Anlage es ist. Die unverkalkten Querstreifen sind die späteren Gelenkstellen. Auf dem proximalen Theile der Anlage des Flossenplättchens sieht man bereits zwei kleine Zähnchen entwickelt. Ihre Sockel *b*, die in Figur 5 allein dargestellt wurden, sind auch schon ausgebildet und hängen diese mit der sclerosirten Gewebsschicht zusammen, welche in ihrer Umgebung etwas verdickt ist.

Um in die weiteren Veränderungen, welche bei der Entwicklung der Flossenplättchen Platz greifen, einen Einblick zu gewinnen, brauchen wir nur das an die eben beschriebene Anlage proximal angrenzende Plättchen zu untersuchen. Dasselbe trägt schon einen vollständigen Zahnbesatz. Die unter diesem befindliche Knochenlamelle ist stärker geworden. In dem Gewebe zwischen den Hornfäden hat sich nämlich die Verknöcherung nach abwärts fortgesetzt und hat auch eine unterhalb liegende dünne Gewebsschicht ergriffen. Hierdurch sind die Hornfäden in die Zusammensetzung des Plättchens mit hineingezogen worden, lassen sich aber in demselben noch deutlich erkennen. Bei den nächstfolgenden Flossenplättchen ist dies bald nicht mehr möglich, indem Hornfäden und einhüllendes Bindegewebe in eine homogene Knochensubstanz umgewandelt sind. An den Gelenkstellen gehen die Hornfäden mit in die Ligamente über.

Die hier beschriebenen Veränderungen kann man an dem Ende eines jeden Flossenstrahles wahrnehmen. Hieraus folgt, dass an der Peripherie der gesammten Flosse eine schmale Zone besteht, an welcher ein Weiterwachsthum stattfindet. Von besonderem Interesse ist es nun zu sehen, wie innerhalb dieser Wachsthumszone in dem Auftreten von Hornfädenbündeln ursprüngliche Verhältnisse sich erhalten haben, welche an das primäre Flossenskelet der niedriger organisirten Fischordnungen, der Selachier und Dipneusten, Anknüpfungspuncte bieten. Man kann daher sagen, dass die Peripherie der Flosse im Vergleich zu ihrer Basis gleichsam dauernd in einem embryonalen Zustand beharrt.

Zu gleichen Resultaten über das Wachsthum der Flosse ist bereits Baudelot[1] in seinen 1873 erschienen »Beobachtungen über die

[1]) Archives de zoologie expérimentale et générale. T. II. 1873. Notes et Revue, pag. XVIII—XXIV.

Structur und die Entwicklung der Flossen bei Knochenfischen« gelangt. Namentlich auf Untersuchungen am Flussbarsch fussend stellt er den Satz auf, dass das Wachsthum der Flossen in keinem Alter abgeschlossen ist und dass die Zahl der Glieder der Flossenstrahlen während der Lebensdauer der Fische continuirlich zunimmt. Er weist weiter durch Messungen nach, dass die Länge der Flossenplättchen, welche einen Strahl bilden, von der Basis bis zur Peripherie die gleiche bleibt. Er zeigt ferner, dass die Glieder eines Strahles bei einem Barsch von 6 Cm. Länge dieselbe Länge wie bei einem Barsch von 33 Cm. besitzen, und folgert hieraus, dass die successive Neubildung von Gliedern nur am freien Ende der Flossenstrahlen erfolgt. Dieses soll in seiner Textur die gleiche Beschaffenheit besitzen, wie die embryonale Flosse, indem es aus einem Netzwerk von Bindegewebe und darin eingebetteten Hornfäden zusammengesetzt ist. Ueber die hier stattfindende Bildung der Flossenplättchen selbst gibt Baudelot an, nur ungenügende Beobachtungen zu besitzen.

In Betreff dieses letzten Punctes möchte ich die Resultate meiner oben mitgetheilten Untersuchungen noch einmal kurz in folgende zwei Sätze zusammenfassen.

1) Die Anlage der Flossenplättchen beginnt durch Sclerosirung der die obere Fläche der Hornfäden unmittelbar bedeckenden Bindegewebsschicht.

2) Durch weitere Ausbreitung der Verknöcherung auf tiefer gelegene Gewebsschichten werden auch die Hornfäden in die Bildung der Flossenplättchen mit hineingezogen, und wird in dieser Weise das primäre durch das secundäre Flossenskelet ersetzt. Nur an der Flossenperipherie (der Wachsthumszone der Flosse) bleibt dauernd ein Rest der das primäre Skelet bildenden Hornfäden erhalten.

Vergleichender Theil.

Auf den vorhergehenden Seiten sind wir mit verschiedenen Arten von Integumentverknöcherungen bekannt geworden; mit kleinsten Knochenplättchen, die je ein Zähnchen tragen, mit verschiedenen Arten grösserer Täfelchen, mit Schildern, die zu einem Panzer zusammengefügt sind, mit grösseren Knochenstücken, welche das an die Oberfläche tretende innere Skelet bedecken, mit kleinen und grossen Flossenplättchen und mit ungegliederten Flossenstrahlen. In welchem Verhältniss stehen diese verschiedenen Theile des Haut-

skelets zu einander? in welchem Verhältniss stehen sie zu dem Hautskelet der niedriger organisirten Fischordnungen, speciell der Selachier?

Zur Beantwortung der ersten Frage müssen wir die verschiedenen Zustände des Hautskelets, wie sie an einem und demselben Thiere zur Beobachtung kommen, vergleichen und festzusetzen suchen, in welchen Puncten sie untereinander übereinstimmen und in welchen sie abweichen.

Wenn wir die Vergleichung mit Hypostoma beginnen, so sehen wir namentlich in zwei Puncten zwischen den verschiedenen Theilen des Hautskelets eine völlige Uebereinstimmung herrschen. Erstens stimmen sie darin überein, dass sie dieselbe oberflächliche Lagerung dicht unter der Epidermis besitzen und nur von einer geringen Lage subepithelialen Bindegewebes überzogen werden. Zweitens tragen sie in gleicher Weise dicht bei einander stehende Sockel mit beweglich angebrachten Zähnchen. Dagegen unterscheiden sich die verschiedenen Theile des Hautskelets einmal durch die Grösse und Form der Knochenplatten und eine dem entsprechend kleinere und grössere Anzahl von Hautzähnchen und zweitens durch die verschiedene Ausdehnung der Verknöcherung auf tiefer gelegene Bindegewebslamellen der Cutis. In letzterem Falle lässt sich zwischen der Grösse und Dicke der Knochenplatten ein Wechselverhältniss erkennen in der Weise, dass mit ihrer Grösse auch ihre Dicke zunimmt. Bei den kleineren Plättchen mit 1 bis 10 Zähnen sind nur die oberflächlichen Cutislamellen verknöchert, bei den grösseren Täfelchen der Bauchhaut mit 20—50 und mehr Zähnen reicht die Verknöcherung bis in die Mitte der Cutis, bei den Schildern und Belegknochen endlich hat sie die gesammte Cutis ergriffen.

Aus den übereinstimmenden Merkmalen können wir auf eine engere Zusammengehörigkeit, auf eine Art Verwandtschaft zwischen den einzelnen Theilen des Hautskelets schliessen. Dagegen deuten die Verschiedenheiten, unter welchen die verwandten Integumentgebilde uns entgegentreten darauf hin, dass in dem Hautskelet von Hypostoma kein ursprünglicher, sondern ein abgeleiteter Zustand vorliegt.

Welches ist der ursprüngliche Zustand und wie sind die jetzt vorliegenden Verhältnisse von ihm abzuleiten? Zur Lösung dieser Aufgabe glaube ich in den mitgetheilten Beobachtungen das erforderliche Material herbeigebracht zu haben.

Als einfachste Form der Hautverknöcherung haben wir ein klei-

nes quadratisches Knochenplättchen kennen gelernt, das auf einem Knochenring ein einziges Zähnchen trug (Taf. XXIII Fig. 7 u. 10, Taf. XXV Fig. 3). Von hier haben wir zu grösseren Knochentäfelchen mit mehr Zähnen, wie sie sich in der Bauchhaut finden, alle Uebergangsstufen nachgewiesen, entsprechend grosse Plättchen mit 2, 3, 4, 5 und mehr Zähnen. Es liegt hier die Annahme nahe, dass wir in diesen verschiedenen Bildungen die Verschmelzungsproducte kleinster, je ein Zähnchen tragender Plättchen vor uns haben. Diese sind gleichsam die Grundform, von welcher alle übrigen Theile des Hautskelets sich ableiten lassen. Denn auch die Schilder des Panzers und die Belegknochen des primären Skelets entsprechen offenbar mit ihren oberflächlichen unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Schichten einer Vielheit untereinander verschmolzener zahntragender Plättchen.

Auf dem von mir betretenen Wege ist es möglich, uns ein Bild von dem ursprünglicheren Zustand des Hautskelets zu entwerfen, und von diesem die jetzt bestehenden Einrichtungen abzuleiten. Auf einem ursprünglicheren Zustand wird die gesammte Cutis überall nur von kleinsten Plättchen mit je einem Zähnchen bedeckt gewesen sein. Ein Rest dieses primitiven Verhaltens hat sich noch jetzt an einzelnen beschränkten Stellen der Körperoberfläche erhalten. An anderen dagegen ist eine Abänderung eingetreten, welche an der Bauchhaut und am Flossenskelet am geringsten ist, am bedeutendsten dagegen an den Schildern des Panzers und den Belegknochen des inneren Skelets. Zur Erklärung dieser Abänderungen müssen wir Vorgänge von zweierlei Art annehmen, einmal Verschmelzungsprocesse kleinster Plättchen, die in geringerer oder grösserer Anzahl zusammentreten, zweitens eine Ausdehnung der Verknöcherung auf tieferliegende Cutisschichten. In letzterem Fall steht die Dicke der Knochenplatten zu ihrem Umfang in einem Wechselverhältniss, welches oben bereits hervorgehoben wurde. Die grösste Dicke erlangen daher die Belegknochen des primären Skelets und die Schilder des Hautpanzers. An diesen schreitet sogar von ihrem vorderen Rande aus die Verknöcherung in horizontaler Richtung noch weiter und führt so zur Bildung des vorderen, schräg abfallenden, zahnlosen Schuppenfeldes, an welches sich das Zwischenschuppenband befestigt (Taf. XXV Fig. 1 *F*).

In derselben Weise wie bei Hypostoma können wir bei Callichthys die verschiedenen Formen des Hautskelets unter einander vergleichen. Wir finden dann, dass die übereinstimmenden Merkmale

der einzelnen Integumentossificationen sich namentlich auf ihre oberflächliche Lagerung und auf die histologische Beschaffenheit ihres Knochengewebes beschränken, dass dagegen die Art der Bezahnung einen sehr beträchtlichen Unterschied zwischen ihnen bildet. Denn während dieselbe auf den Knochenplättchen der Bauchhaut, den kleinen Schildern der Schwanzgegend und zum grösseren Theil auch auf den Plättchen der Flossenstrahlen eine vollständige ist, ist sie bei den grösseren Schildern des Rumpfes und den Belegknochen des primären Schultergürtels auf eine einfache Reihe am hinteren Rand der Knochenstücke beschränkt, endlich fehlt sie vollständig auf den Belegknochen des Primordialcranium und einzelnen Stücken des Flossenskelets. Bei Berücksichtigung dieser Verschiedenheiten ist es nicht möglich auf dem bei Hypostoma betretenen Wege der Vergleichung eine allgemeine Homologie der verschiedenen Formen des Hautskelets aufzustellen und die gemeinsame Grundform in einfachen zahntragenden Knochenplättchen wiederzufinden.

Zu einem andern positiven Resultat gelangen wir dagegen, wenn wir einen zweiten Weg der Vergleichung einschlagen, indem wir die bei Callichthys bestehenden Einrichtungen mit denjenigen von Hypostoma vergleichen und ihre speciellе Homologie nachzuweisen versuchen. Hierbei ergibt sich denn, dass das gesammte Hautskelet von Hypostoma und Callichthys in vielen und wesentlichen Puncten mit einander übereinstimmt. Bei beiden zeigen die Integumentossificationen die gleiche oberflächliche Lagerung, ist die Bauch- und Brustseite des Körpers vom Panzer frei geblieben und nur mit kleineren Knochenplättchen bedeckt, zerfallen die Flossenstrahlen mehrmals dichotomisch in feinere Strahlen, namentlich aber gleichen sich beide darin, dass auf den Knochenplatten auf kleinen ausgehöhlten Ringen echte Zähnchen befestigt sind, eine Uebereinstimmung, die um so höher in Anschlag gebracht werden muss, als bei allen übrigen Teleostiern, die Gruppe der Panzerwelse ausgenommen, in keinem einzigen Falle echte aus Zahnbein und Schmelz bestehende Zähnchen sich in der Haut nachweisen lassen. Da nun ausserdem Callichthys und Hypostoma ihrer gesammten Organisation nach nahe verwandte Formen sind, so nehmen wir hieraus die Berechtigung, in dem Hautskelet derselben homologe Theile zu erblicken. Wir deuten daher auch die zwischen beiden bestehenden Verschiedenheiten als später eingetretene Modificationen eines ursprünglich gemeinsamen indifferenteren Zustandes.

Die zwischen beiden später eingetretenen Verschiedenheiten sind

hauptsächlich dreifacher Art: Erstens sind bei Callichthys die Panzerstücke der Anzahl nach beschränkt, dagegen haben sie an Grösse zugenommen, zweitens fehlt hier die Bezahnung an vielen Stellen, wo sie sich bei Hypostoma findet, drittens wird die Oberfläche der Schilder und der Belegknochen des primären Skelets noch von einer homogenen dentinartigen Schicht bedeckt, die bei Hypostoma gar nicht vorhanden ist. Wenn wir jetzt die Frage aufwerfen, wo die ursprünglicheren Verhältnisse gegeben sind, so werden wir uns ohne Bedenken für Hypostoma entscheiden, da hier das Hautskelet im Vergleich zu Callichthys eine gleichartigere Beschaffenheit zeigt, wie sich dies namentlich in der grösseren Anzahl der Panzerstücke und in der regelmässigen Verbreitung der Zähnchen ausspricht. Wir werden daher auch die bei Callichthys beobachteten Modificationen von den bei Hypostoma bestehenden Einrichtungen abzuleiten haben. Die Processe, die wir hier zur Erklärung heranziehen müssen, sind Verschmelzung, Reduction und Neubildung.

Aus einer eingetretenen Verschmelzung zahlreicherer kleinerer Schilder von Hypostoma lassen sich die der Zahl nach beschränkten grösseren Panzerstücke von Callichthys ableiten. Hier sind die Zwischenschuppenbänder in ähnlicher Weise verknöchert, wie wir dies im speciellen Theil für einige Bildungen des Hautskelets haben nachweisen können. Eine Reduction ist in der Bezahnung bei Callichthys eingetreten. An den verschiedenen Theilen des Hautskelets lassen sich noch alle Uebergangsstufen von vollständiger zu völlig mangelnder Zahnbewaffnung nachweisen. Vollständig ist dieselbe auf den Plättchen der Bauchhaut, den kleinen Schildern am Schwanztheil des Rumpfes, den meisten Flossenplättchen; sie fehlt dagegen vollkommen auf den Belegknochen des Primordialcranium, an der Basis der Schwanzflosse, auf dem Stachel der Brust- und Rückenflosse. Eine Uebergangsstufe bilden die Schilder des Rumpfes und die Clavicularstücke, an denen die Bezahnung auf den hinteren Rand beschränkt ist. Auf eine später eingetretene Neubildung endlich möchte ich die für Callichthys characteristische dentinartige Schicht auf der Oberfläche der grösseren Knochenstücke zurückführen. Wahrscheinlich ist sie, nachdem zuvor schon die Bezahnung der Rückbildung verfallen war, von der zellenreichen subepidermoidalen Bindegewebsschicht auf die mittlere, das Haversische Gefässnetz führende Schuppenlage ausgeschieden worden.

Indem auf dem angedeuteten Wege das Hautskelet von Cal-

lichthys und Hypostoma sich auf einander zurückführen lassen, werden die bei letzterem bereits hervorgehobenen Gesichtspuncte nun auch für Callichthys Geltung besitzen.

Das Hauptresultat der hier durchgeführten Vergleichung lässt sich daher kurz dahin zusammenfassen: Bei Hypostoma und Callichthys besitzen die verschiedenen Theile des Hautskelets, die Tafeln und Schilder des Rumpfes, die Plättchen und Stacheln des secundären Flossenskelets, die Belegknochen des primären Schultergürtels und des Primordialcranium einen gemeinsamen Ursprung, indem sie phylogenetisch durch Verschmelzung gleichartiger, in den oberflächlichen Cutislamellen dicht bei einander liegender kleinster Knochenplättchen, die je ein Zähnchen tragen, entstanden sind.

Zu dem gleichen Hauptergebniss gelangen wir, wenn wir die oben an zweiter Stelle aufgeworfene Frage: In welchem Verhältniss stehen die verschiedenen Theile des Hautskelets der Panzerwelse zu dem Hautskelet der Selachier? durch Vergleichung zu beantworten versuchen.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass zwischen beiden Vergleichsobjecten vielfache und nahe Beziehungen gegeben sind. Ein einfachstes Knochenplättchen mit seinem beweglich angebrachten Zähnchen, wie wir es an einzelnen Stellen der Bauchhaut bei Hypostoma und Callichthys kennen gelernt und als gemeinsame Grundform für das gesammte Hautskelet hingestellt haben, entspricht ganz offenbar einem Placoidschüppchen der Selachier. Beide besitzen die gleiche Form, insofern auf einem quadratischen als Basalplatte bezeichneten Theil ein über die Epidermis hervorragender Stachel oder Zahn aufsitzt. Bei Beiden ist das Basalplättchen in den oberflächlichen Cutislamellen in gleicher Weise befestigt; beide bestehen aus drei Gewebsformen, aus Schmelz, Zahnbein und Knochengewebe oder Cement.

Diesen übereinstimmenden Merkmalen gegenüber treten die Verschiedenheiten in den Hintergrund. So unterscheidet sich das Knochengewebe bei den Siluroiden und Selachiern, indem es bei ersteren Knochenkörperchen, bei letzteren keine führt. Wichtiger schon könnte es erscheinen, dass bei den Selachiern Basalplättchen und Zahntheil innig verschmolzen, bei den Panzerwelsen dagegen beweglich durch eine Gelenkeinrichtung verbunden sind. Doch darf man sich durch diesen Umstand nicht verleiten lassen, in dem Basalplätt-

chen und Zähnchen der Panzerwelse morphologisch nicht zusammengehörige Bildungen zu erblicken. Derartige Abgliederungen ursprünglich verbundener Theile treten uns häufiger und in verschiedener Weise beim Studium der Haut- und Schleimhautossificationen entgegen. Schon in einer früheren Abhandlung[1]) habe ich gezeigt, wie bei den Amphibienzähnen, ehe sie ihre völlige Ausbildung erlangt haben, zwischen dem Sockel, welcher dem Basalplättchen entspricht und dem oberen Zahntheil eine ringförmige Stelle sich vorfindet, welche erst spät verknöchert. Es kann daher der obere auf dem unteren Theil bewegt werden. Schon damals hob ich hervor, dass trotzdem Zahn und Sockel eng zusammengehören, indem ich mich besonders darauf stützte, dass mit jedem Zahnwechsel auch der Sockel sich im Anschluss an die Dentinbildung neu anlegt. Ein anderes Beispiel liefern uns die Zähne des Hechts. Wie aus der Beschreibung Heincke's[2]) hervorgeht und eigene Anschauung mir gezeigt hat, lassen sich hier die Zähne auf den meisten Belegknochen der Mundhöhle wie z. B. auf den Palatina nach rückwärts niederlegen. Der bewegliche Theil ist hier mit dem unterliegenden Knochen in characteristischer Weise durch straffe Bindegewebsfasern verbunden. Alle diese verschiedenen Einrichtungen müssen, indem wir sie mit den Placoidschuppen der Selachier vergleichen, als später erworbene Abänderungen beurtheilt werden. Sie sind entstanden, indem bei der Anlage des Zahns an einer beschränkten Stelle sich keine Kalksalze abgelagert haben und die Grundsubstanz eine faserartige Beschaffenheit angenommen und zu einem Ligament zwischen einem oberen beweglichen und einem unteren plattenartigen Theile sich umgebildet hat.

Eine weitere vollständige Uebereinstimmung zwichen dem Hautskelet von Hypostoma und demjenigen der Selachier tritt uns in der Verbreitung der Zähne entgegen. Denn bei Beiden wird nicht nur der gesammte Rumpf, sondern auch das Primordialcranium und die Flossen von dicht bei einander gelagerten Zähnchen bedeckt.

Anmerkung. Zum näheren Vergleich habe ich einen Durchschnitt durch die Flosse von einem Acanthiasembryo in Taf. XXVIII Fig. 6 abgebildet. Wir sehen hier die Durchschnitte der Hornfäden (V_1), die stärker als am Flossenende der Panzerwelse entwickelt und nicht in einzelne Bündel abgetheilt sind, sondern mehr gleichmässig in einer Schicht neben und übereinander liegen. Es

---

[1]) Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XI. Supplementheft.

[2]) Heincke. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXIII.

liess sich an diesem Objecte leicht feststellen, dass die Hornfäden von einer zusammenhängenden Zellenschicht umgeben werden, wodurch wohl das Wachsthum derselben vermittelt wird (Fig. 2). Die Oberfläche der Hornfäden wird von einer Lage Bindegewebe überzogen. Dieselbe ist an der Basis der Flosse am dicksten und nimmt von hier nach der Peripherie mehr und mehr ab. In ihr sind die Basalplättchen der Placoidschuppen befestigt, welche daher auch, je näher sie der Flossenperipherie stehen, um so unmittelbarer den Hornfäden aufliegen. Das hauptsächliche Wachsthum der Flossen findet bei den Haien wie bei den Siluroiden an der Peripherie statt, wo der Zellenreichthum des Gewebes bedeutend zunimmt. Hier erblickt man auch nur zellige Anlagen der Placoidschuppen, welche fast unmittelbar den in eine Spitze auslaufenden dünn gewordenen Hornfäden aufliegen.

Wenn wir in den soeben kurz hervorgehobenen übereinstimmenden Merkmalen von einer gemeinsamen Stammform ererbte Einrichtungen erblicken, dann müssen wir auch weiter schliessen, dass die ursprünglichen Verhältnisse bei den Selachiern, die abgeänderten bei den Panzerwelsen zu finden sind, ein Ergebniss, welches mit der Gesammtorganisation und der systematischen Stellung dieser beiden Gruppen vollkommen übereinstimmt.

So führt uns die Vergleichung des Hautskelets der Panzerwelse und der Selachier, die Feststellung der speciellen Homologie, zu dem gleichen Resultat, welches wir beim Vergleich der verschiedenen Arten der Hautossificationen bei Hypostoma untereinander, beim Aufsuchen der allgemeinen Homologie, erhalten haben. In beiden Fällen müssen wir die verschiedenen Bildungen des Hautskelets durch Umbildung von kleinsten quadratischen je ein Zähnchen tragenden Plättchen ableiten. Dasselbe ist die Grundform, welche in allen Variationen des Hautskelets bei Hypostoma noch deutlich zu Tage tritt.

Indem ich das gesammte Hautskelet der Panzerwelse von einem einheitlichen Gesichtspunct aus betrachtet und für seine einzelnen Theile eine Phylogenese aus ursprünglich gleichartigen Bildungen nachzuweisen versucht habe, liess ich einen Punct bisher unberücksichtigt, der auf den ersten Blick wenigstens der von mir versuchten Ableitung des Flossenskelets zu widersprechen scheint. Man wird mir entgegen halten, dass die Entwicklung der Flossenplättchen, wie sie sich an der Peripherie der Flosse meinen Angaben zu Folge direct beobachten lässt, in ganz anderer Weise sich vollzieht, als es sich nach den vergleichenden Betrachtungen erwarten liess. Im beschreibenden Theil habe ich ja selbst gezeigt, dass die Anlage der Flossenplättchen mit einer Sklerosirung der die obere Fläche der

Hornfäden unmittelbar bedeckenden Bindegewebsschicht erfolgt und dass erst später über dem dünnen Knochenplättchen die Zähne entstehen und sich mit ihm verbinden.

Hier muss ich nun zunächst hervorheben, dass die Entwicklungsprocesse, wie sie sich am Individuum direct beobachten lassen und die Entwicklungsprocesse, welche sich ganz allmälig in der Umbildung der Organismenwelt vollzogen haben, weder in jeder Beziehung noch in allen Fällen dieselben sind. Das biogenetische Grundgesetz besitzt, wie alle Anhänger desselben anerkennen, nur eine bedingte Gültigkeit. Denn ebenso wie der ausgebildete, unterliegt auch der werdende Organismus den Einwirkungen der Aussenwelt; ja es lässt sich sogar von vornherein erwarten, dass diese Einwirkungen um so tiefer eingreifen werden, je mehr sie noch in lebhafter Umbildung begriffene Formen betreffen.

Von diesem Gesichtspunct aus kann ich in dem Umstand, dass an der Flossenperipherie die Knochenplättchen etwas früher als die Zähne auf ihnen sich anlegen, keinen Gegenbeweis gegen die von mir versuchte Ableitung erblicken. Noch mehr aber verlieren die erhobenen Bedenken an Gewicht, da ich in einem vollständig entsprechenden Falle den Nachweis führen kann, dass in zwei nahe verwandten Thierarten homologe Bildungen eine verschiedene embryonale Entwicklung aufweisen. Wie ich in der Untersuchung des Zahnsystems der Amphibien [1]) gezeigt habe, bildet sich bei den Urodelen der Vomer, indem Gruppen von Zähnchen bei ihrer Entstehung mit ihrem basalen Knochengewebe unter einander verschmelzen. Bei den Anuren dagegen legt sich zuerst ein Knochenplättchen an und erst auf einer späteren Stufe der embryonalen Entwicklung treten Zahnanlagen auf, die mit dem unterliegenden Knochenplättchen mit ihrer Basis sich verbinden. Da der Fall bei den Urodelen uns ein Bild von der Phylogenese der Belegknochen der Mundhöhle liefert, was sich in vielfacher Hinsicht weiter begründen lässt, so muss die embryonale Entstehung des homologen Gebildes bei den Anuren eine abgeänderte sein. Bei den Panzerwelsen liegt nun zwischen der von mir erschlossenen phylogenetischen und der von mir beobachteten ontogenetischen Entwicklung der Flossenplättchen dieselbe Verschiedenheit vor, wie zwischen der Entwicklung des Vomer bei den Urodelen und Anuren. Ich deute daher auch den Befund an der

[1]) Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. Supplementheft.

Flossenperipherie von Hypostoma in gleicher Weise, wie bei den Anuren als einen abgeänderten, von welchem es nicht gestattet ist auf die phylogenetische Entwicklung zurückzuschliessen.

Um den Gang der auf den vorausgehenden Seiten angestellten Vergleichung nicht zu verwickeln, habe ich in den Kreis unserer Betrachtung hauptsächlich nur die Verhältnisse gezogen, welche auf die uns beschäftigende Hauptfrage, auf die Ableitung des gesammten Hautskelets Bezug hatten. Ich habe daher eine Reihe von Einrichtungen unberührt gelassen, welche gleichfalls einer weiteren vergleichenden Betrachtung zugänglich sind. Auf einige derselben, welche sich an dem secundären Kopfe und Flossenskelet vorfinden, will ich jetzt noch näher eingehen.

Was zunächst das Kopfskelet anbetrifft, so finden wir bei Hypostoma in der Haut über der Mundspalte und zwischen Augen- und Nasenhöhle eine grosse Anzahl kleiner Knochenstückchen von unregelmässigen Formen vor. Bei Callichthys dagegen treffen wir dieselben durch eine beschränkte und festbestimmte Anzahl von Deckknochen ersetzt, welche je nach ihrer Lage eine besondere regelmässige Form besitzen. Noch eine zweite wichtige Veränderung ist hier im Verhältniss zu Hypostoma eingetreten, indem von einzelnen Knochen, wie z. B. den Infraorbitalia Knochenlamellen unter einem Winkel sich erheben und in die Tiefe dringen. Hierdurch gewinnen die Hautverknöcherungen Beziehungen zu tiefer liegenden Theilen, ein Punct, auf den schon Gegenbaur die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Die hier angeführten Thatsachen gewinnen eine allgemeinere Bedeutung, wenn wir berücksichtigen, wie an den verschiedensten Stellen des Körpers der Nachweis sich führen lässt, dass umfangreichere Knochenplatten durch Verschmelzung kleinerer entstanden sind. Ich erinnere an die unpaaren Schilder in der Rückenlinie des Hautpanzers, welche auf paarige Ossificationen sich zurückführen liessen; namentlich aber verweise ich auf die umfangreichen und zu wiederholten Malen eintretenden Verschmelzungen, welche wir von den Plättchen des secundären Flossenskelets kennen gelernt haben. Aus allen diesen Beispielen scheint mir hervorzugehen, dass die grösseren Hautossificationen, namentlich aber die typisch gewordenen Belegknochen des inneren Skelets nicht direct durch Verschmelzung von umfangreicheren Gruppen von Hautzähnen, sondern erst allmälig entstanden sind. Wie der Gesichtstheil des Schädels bei Hypostoma noch jetzt erkennen lässt, haben sich zunächst kleinere

Knochenplättchen gebildet. Auf einem weiteren Stadium, welches Callichthys zeigt, ist ihre Anzahl durch Verschmelzung beschränkt worden. Hierbei haben sich die so entstandenen grösseren Knochen mehr und mehr ihrer Unterlage und den umgebenden Weichtheilen, namentlich dem Primordialcranium und den Sinnesorganen angepasst, von ihrer inneren Fläche haben sich zugleich auch bestimmte, in die Tiefe greifende Fortsätze entwickelt. So gewinnen erst allmälig durch eine Reihe verschiedener Metamorphosen die Belegknochen des Schädels eine von einander verschiedenartige, ihrer Lage und Function entsprechende Grösse und characteristische Form, so dass sie mit besonderen Namen belegt werden können und in der Thierreihe sich weiter verfolgen und wieder erkennen lassen.

Eine weitere vergleichende Betrachtung lässt sich an das Flossenskelet anknüpfen. Im beschreibenden Theil habe ich gezeigt wie an den dichotomisch sich verästelnden Flossenstrahlen von der Peripherie nach der Basis zu die einzelnen Flossenplättchen seitlich zusammentreten, verschmelzen und eine hierdurch veränderte Form und Grösse annehmen. Es liess sich so nachweisen, dass die an der Basis gelegenen Plättchen 8, 16 und mehr ursprüngliche Elemente in sich vereinigen. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich von selbst der Schluss, dass das Flossenskelet der Panzerwelse nicht mehr einen ursprünglichen Zustand erkennen lässt. Denselben können wir dagegen uns hier leicht reconstruiren, wenn wir den mehrfach getheilten Flossenstrahl in seine einzelnen Strahlen zerlegen, deren ursprüngliche Anzahl an der Flossenperipherie sich noch gesondert erhalten hat. Von diesem primitiven Zustand lässt sich der secundäre durch allmälig eintretende Lageveränderungen und durch weitgehende öfters erfolgende Verschmelzungen der ursprünglich gesonderten Flossenplättchen ableiten. Dieser Umwandlungsprocess schreitet von der Basis nach der Peripherie der Flosse vor. An einzelnen Stellen, wie z. B. an der Basis der Schwanzflosse von Callichthys hat er sogar zur Bildung grösserer Knochencylinder geführt, die nach unserer Ableitung eine Vielheit neben und hinter einander liegender Plättchen in sich vereinigt enthalten.

Es lässt sich hier die Frage aufwerfen, ob auch der erste Strahl der verschiedenen Flossen aus mehreren einfacheren Strahlen in der angegebenen Weise entstanden ist. Zur Beantwortung dieser Frage habe ich bei Hypostoma und Callichthys keine Anknüpfungspuncte gefunden; jedenfalls aber geht aus den früher mitgetheilten Beobachtungen hervor, dass der abweichend beschaffene

erste Strahl der Flossen gleichfalls aus paarigen, den Flossenplättchen entsprechenden Hautossificationen durch mehr oder minder weit gediehene Verschmelzung sich gebildet hat.

B. Das Hautskelet der Acipenseriden.

Unter den Ganoiden bilden die Acipenseriden eine wohl abgegrenzte Familie, die in ihrer gesammten Organisation auf einer sehr niedrigen Entwicklungsstufe stehen geblieben ist. Dies spricht sich sowohl in der vollkommen knorpeligen Beschaffenheit ihrer Wirbelsäule, als auch namentlich in der Beschaffenheit ihres Hautskelets aus, indem die verschiedenen Verknöcherungen der Haut, die Belegknochen des Schultergürtels und des Primordialcranium, endlich die einzelnen Theile des secundären Flossenskelets tief greifende übereinstimmende Merkmale erkennen lassen, die bei den meisten übrigen Fischabtheilungen verloren gegangen sind. In der Beziehung liefern uns die Acipenseriden ein vollständiges Seitenstück zu den Siluroiden. Dieser Umstand lässt es mir gerechtfertigt erscheinen, wenn ich bei der Untersuchung des Hautskelets an die Siluroiden unmittelbar die Acipenseriden anreihe, obwohl beide Familien im System weit von einander entfernt stehen.

Wie bei den Siluroiden treffen wir auch bei den Acipenseriden Ordnungen, deren Haut vollkommen nackt ist, und Ordnungen, deren Körperoberfläche mit Knochenplatten in bestimmter Anordnung gepanzert ist. Zu den ersteren gehören die Spatularien oder Löffelstöre, zu letzeren dagegen die Acipenseriden im engeren Sinne, welche uns daher auch im Folgenden allein weiter beschäftigen werden.

Bis jetzt liegen über das Integument der Acipenseriden nur einzelne, wenig eingehende Untersuchungen vor. So bemerkt Agassiz[1], in seinem Werke über fossile Fische, dass der Körper der Störe von mehreren Reihen grosser Schilder bedeckt ist, zwischen welchen breite Hautstreifen frei bleiben, und beschreibt in letzteren kleine schuppenartige Splitterchen. Die Schilder lässt er aus Knochengewebe bestehen und ihre Oberfläche von einer sehr dünnen structurlosen Lage von Schmelz überzogen werden. Die letztere Angabe

[1] Agassiz. Recherches sur les poissons fossiles Tome II. pag. 277.

kann Williamson [1]) in der schon früher erwähnten Arbeit nicht bestätigen. Nach ihm sind die Schilder, welche er allein untersucht hat, schmelzlos und bestehen aus Knochengewebe mit grösseren und kleineren Haversischen Hohlräumen. Auf ihrer Oberfläche beschreibt er strahlenartig nach der Peripherie verlaufende kammartige Erhabenheiten. Der Rauhigkeiten auf der Oberfläche der verschiedenen Integumentossificationen, der Schilder sowohl als auch der Belegknochen des Schultergürtels und des Primordialcranium gedenkt Gegenbaur [2]) in seiner Arbeit über den Schultergürtel.

Bei meiner Untersuchung, zu deren Darstellung ich mich jetzt wende, dienten mir als Objecte Acipenser Sturio und A. Ruthenus, namentlich letzterer, von welchem mir Exemplare von 12 bis 30 Cm. Grösse zur Verfügung standen. Dieselben verdanke ich den Herren Professoren Kowalevsky und Salensky, welchen ich für ihre freundlichen Bemühungen hier öffentlich meinen besten Dank sage.

Indem ich bei der Darstellung der Beobachtungen dieselbe Reihenfolge wie bei den Siluroiden einhalte, beginne ich zunächst den speciellen Theil mit der Beschreibung der Schuppen und Schilder der Haut.

Beschreibender Theil.

1. Die Schuppen und Schilder der Haut.

Die Körperoberfläche wird bei Acipenser Sturio und A. Ruthenus von 5 Reihen grösserer Knochenschilder eingenommen (Taf. XXIV Fig. 10). Dieselben schliessen indessen seitlich nicht, wie bei den Panzerwelsen, aneinander, sondern sind durch ziemlich breite Hautstreifen (*D*) getrennt. Eine unpaare Reihe (*A*) bedeckt die Mittellinie des Rückens und reicht vom Kopf bis zur Insertion der ersten Rückenflosse; sie enthält bei A. Ruthenus, von welchem auch die folgenden Zahlen allein gelten, 11 grosse Schilder, welche sich dachziegelartig decken. Die übrigen paarigen Reihen (*B* u. *C*) bestehen aus weit zahlreicheren, aber auch entsprechend kleineren

---

[1]) Williamson. Scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid fish. Philosophical Transactions 1849. Vol. 139. pag. 448—449.

[2]) Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft 2. pag. 98.

Schildern. Eine Reihe (*B*) nimmt die Seitenlinie des Rumpfes von der Clavicula bis zum Schwanzende ein und wird von etwa 60 Knochenplättchen gebildet, welche sich wieder mit ihren hinteren Rändern schuppenartig decken und von vorn nach rückwärts an Grösse continuirlich abnehmen. Die andere Reihe (*C*) liegt am Uebergang der Seiten- in die Bauchhaut und zählt 13 Schilder, die sich mit ihren Rändern nicht decken. Sie verbinden die Insertion der Brust- und Bauchflosse.

Die breiten Hautstreifen (*D*) zwischen den Schilderreihen sind bei A. Ruthenus mit sehr kleinen stachelartigen Gebilden und bei A. Sturio mit kleineren und grösseren Knochentäfelchen dicht besetzt.

Die genauere histologische Schilderung der einzelnen Theile beginne ich wieder mit den kleinsten Ossificationen, wie sie bei A. Ruthenus zwischen den Schilderreihen zur Beobachtung kommen. Auf denselben (Taf. XXIV Fig. 7) kann man eine plattenartig verbreiterte Basis (*c*) und einen von ihr sich erhebenden, in eine Spitze auslaufenden Stachel (*d*) unterscheiden. Der Stachel ist lang, dünn und vollkommen solid. Er besteht aus einer homogenen, verknöcherten Substanz, in welcher man eine Anzahl der Oberfläche parallel laufender Schichtungsstreifen wahrnimmt. Bei vielen Schüppchen liegen in dieser Grundsubstanz nahe der Basis des Stachels einzelne Knochenkörperchen mit vielen reich verästelten und untereinander anastomosirenden Ausläufern, in andern Fällen enthält dagegen der Stachel weder Röhrchen noch Knochenkörperchen. Ein Schmelzbelag lässt sich an seiner Spitze nicht nachweisen.

Das kleine Basalplättchen, von dessen hinterem Rand der Stachel entspringt, wird von Knochengewebe mit sternförmigen Knochenkörperchen gebildet und führt keine Haversischen Canäle in seinem Inneren. Es haftet in den oberflächlichsten Lagen der Cutis, welche aus sich kreuzenden horizontalen Bindegewebslamellen und vertical aufsteigenden Faserbündeln zusammengesetzt ist (Taf. XXVIII Fig. 3). Vom Epithel ist die Oberfläche des Plättchens durch eine dünne Lage von subepidermoidalen lockeren Gewebes (*p*) getrennt, welches hier weit weniger als bei Hypostoma entwickelt ist. Infolge dessen kömmt auch der Stachel des Plättchens mit seiner Basis gleich in die Epidermis zu liegen und ragt, indem er dieselbe durchbohrt, mit seiner Spitze ziemlich weit frei über das Integument hervor. — Die so beschaffenen Gebilde stehen in alternirenden Reihen

dicht bei einander, eine Anordnung, welche man als die quincunxförmige bezeichnet (Taf. XXIV Fig. 1).

Ausser dieser einfachsten Form von Ossificationen trifft man in der Bauchhaut eines 12 Cm. langen Sterlets auch hie und da vereinzelte Basalplättchen mit zwei Stacheln auf ihrer Oberfläche. Häufiger treten derartige Zwillingsbildungen bei grösseren Exemplaren auf. Hier lassen sich dann auch in der Seitenhaut über den Brustflossen durch Erwärmen in Kalilauge Knochenplättchen mit einer noch grösseren Anzahl von Stacheln isoliren (Taf XXIV Fig. 5 u. 6). Die häufigste Form sind drei an ihrer Basis durch Knochengewebe verbundene Stacheln, ein mittlerer grösserer und zwei seitliche kleinere. Zwischen ihnen beobachtet man grössere Plättchen mit vier bis sechs Stacheln, die in mehreren Reihen neben und hinter einander stehen.

Bei A. Sturio sind zwischen den Schilderreihen an Stelle der oben beschriebenen Gebilde grössere Knochentäfelchen gleichfalls in die oberflächlichen Schichten der Cutis unmittelbar unter der Epidermis eingebettet. Sie sind verschieden gross, in der Bauchhaut im Allgemeinen kleiner als in der Rückenhaut, sie besitzen meist eine quadratische Gestalt, sind in schrägen Reihen angeordnet und liegen in grösseren Entfernungen von einander. Auf ihrer Oberfläche tragen die Täfelchen je nach ihrer Grösse 10—20 Stacheln. In den schmalen Hautstreifen zwischen den Täfelchen bemerkt man noch kleinere Verknöcherungen von derselben Beschaffenheit, wie bei A. Ruthenus, sowohl kleinste quadratische Plättchen mit einem Stachel als auch grössere mit zwei, drei und mehr Stacheln. Es lassen sich mithin auch hier, wie bei Hypostoma, von Plättchen mit einem Stachel alle Uebergangsformen zu den grösseren mit 20 Stacheln etc. besetzten Knochentäfelchen nachweisen.

Ganz besonders modificirt sind die Ossificationen in der Haut am Ende des Schwanzes (Taf. XXIV Fig. 3). Hier liegen kleine rhomboidale Knochenplättchen, welche mit ihren Rändern dicht an einander schliessen und eine vollkommen regelmässige Anordnung aufweisen, indem sie von vorn nach hinten gerade, von oben nach unten schräg verlaufende Reihen bilden. Von dem vorderen nach dem hinteren spitzen Winkel des rhomboidalen Schüppchens zieht eine kleine Firste, von der sich zwei bis vier Stacheln erheben.

Mit den hier geschilderten Bildungen zeigen die in fünf Reihen angeordneten grösseren Schilder in ihrer Beschaffenheit manches Uebereinstimmende. Nicht nur liegen sie unmittelbar unter der

Epidermis, von welcher sie nur durch eine dünne Schicht des subepidermoidalen Bindegewebes getrennt sind, sondern sie tragen auch auf ihrer Oberfläche, namentlich nach den Rändern zu Reihen von kleinen Stacheln, welche die oben beschriebene Structur besitzen (Taf. XXIV Fig. 2 u. 4). Eine dünne Schmelzlage, welche nach Agassiz vorhanden sein soll, lässt sich durchaus nicht nachweisen. Während bei den jüngsten Exemplaren von A. Ruthenus die Schilder nur aus einer dünnen Knochenkruste bestehen, welche die oberflächlichsten Lamellen der Cutis einnimmt, nehmen sie bei älteren Thieren durch ein Fortschreiten des Verknöcherungsprocesses auf tiefere Gewebsschichten an Dicke zu. Es treten jetzt auch einzelne Haversische Räume im Knochengewebe auf. Ein Längsschnitt durch den oberen Rand eines Seitenschildes von einem 12 Cm. langen Sterlet ist in Tafel XXVIII Fig. 1 abgebildet und zeigt uns derselbe von einem jungen Thiere das Massenverhältniss zwischen den Stacheln und dem sie verbindenden Knochengewebe, sowie die Lage des letzteren in der Cutis.

Bei grossen Exemplaren von A. Sturio sind die Schilder starke Knochenplatten, welche die ganze Dicke der Cutis einnehmen. Auf ihrer Oberfläche tragen sie ein Netzwerk von Leisten und auf diesen stehen dann die durch die Epidermis hervorragenden Stacheln, welche hier natürlich im Verhältniss zu dem mächtig entwickelten Knochengewebe sehr in den Hintergrund treten.

Die der Mittellinie des Rückens aufliegenden grösseren Schilder bestehen aus zwei Knochenlamellen, die je einer Körperseite angehörig nach oben unter einem spitzen Winkel sich vereinigen. Sie laufen hier in einen scharfen Kamm aus, der nach rückwärts einen zahnartigen Vorsprung bildet.

2. Die Belegknochen des primären Schultergürtels und des Primordialcranium.

Auf die bei den Acipenseriden bestehende Uebereinstimmung zwischen den Schildern der Haut und den Belegknochen des primären Skelets ist schon von verschiedenen Seiten, namentlich aber von Gegenbaur aufmerksam gemacht worden. In welchen einzelnen Verhältnissen diese Uebereinstimmung sich zeigt, wollen wir jetzt näher feststellen!

Bei den Acipenseriden treten in der Haut liegende Knochen mit dem knorpligen Schultergürtel in Verbindung und bilden über ihm

einen zweiten knöchernen Gürtel, welcher als secundärer vom knorpeligen primären unterschieden worden ist. Der secundäre Schultergürtel enthält jederseits vier Knochenstücke, von denen drei dem Hauptknorpel, ein viertes einem als Suprascapulare benannten Knorpelstück auflagern. Von den drei den Hauptknorpel deckenden Knochen ist der mittlere der wichtigste, indem er mit als Träger der Flosse fungirt und in der Thierreihe weiter vererbt wird. GEGENBAUR[1]) deutet denselben als Claviculare, das nach unten und median sich anschliessende Knochenstück als Infraclaviculare und die beiden über der Clavicula befindlichen Knochen als Supraclavicularia. Das Claviculare besteht aus zwei unter einem Winkel zusammenstossenden Lamellen. Eine derselben bedeckt die Vorderfläche des Schulterknorpels, welche gegen die Kiemenhöhle gerichtet ist, die andere bedeckt seine untere dem Integument anliegende Seite. Während die erste Lamelle eine glatte Oberfläche besitzt, ist die zweite und ebenso die Oberfläche des Infraclaviculare und der Supraclavicularia wie bereits GEGENBAUR hervorhebt, mit Leisten, Höckerchen, und anderen Rauhigkeiten gleich anderen mit dem Integumente zusammenhängenden Knochen versehen.

Die letztgenannten Theile des secundären Schultergürtels sind bei einem 12 Cm. langen Sterlet, wo ich sie genauer untersucht habe, dünne Plättchen, welche gleich den Schildern ganz oberflächlich in der Cutis haften und nur durch eine dünne subepidermoidale Bindegewebsschicht vom Epithel getrennt werden. Die Rauhigkeit ihrer Oberfläche rührt von kleinen Stacheln her, die in eine ziemlich scharfe Spitze auslaufen. Sie gleichen in Grösse, Form und histologischer Beschaffenheit vollständig den isolirten Stacheln, wie sie in der Bauchhaut sich vorfinden und wie wir sie auf der Oberfläche der Schilder auch schon kennen gelernt haben. Zum Theil sind sie in Reihen angeordnet und dann an ihrer Basis durch leistenartige Erhebungen der Knochenoberfläche untereinander verbunden. Erwähnenswerth ist noch, dass hie und da einzelne Stacheln ganz dicht dem Knochenrand aufsitzen oder selbst mit ihrer Basis einen Vorsprung an demselben bilden.

Aehnliche Verhältnisse zeigen uns die Hautknochen des Kiemendeckels, welche schon öfters mit Schuppen verglichen worden sind, und die Belegknochen des Primordialcranium. Die letzteren schliessen mit ihren Rändern so dicht aneinander, dass sie eine zusammen-

---

[1]) GEGENBAUR. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft II.

hängende Knochenkruste zu bilden scheinen. Wie Durchschnitte (Taf. XXVIII Fig. 7) lehren, liegen sie einerseits dem Primordialcranium (*E*) fast unmittelbar auf, andernseits sind sie von der Epidermis nur durch die schon mehrfach erwähnte, sehr dünne subepidermoidale Gewebsschicht (*p*) getrennt. Im Knochengewebe finden sich vereinzelte Haversische Canäle und hie und da grössere Hohlräume. Die Anzahl der Belegknochen des Primordialcranium ist bei den Acipenseriden eine ziemlich beträchtliche und übertrifft weit die Anzahl der bei den höheren Thieren typisch gewordenen Belegknochen, auf welche sie sich daher auch nur im Allgemeinen unter Berücksichtigung der Regionen des unter ihnen liegenden Cranium reduciren lassen. Nicht minder ist die Form und Grösse der einzelnen Stücke eine sehr verschiedene. Wie bei Hypostoma nehmen die grösseren Knochen die hintere Fläche und die Mitte des Schädels ein, dagegen finden sich sehr zahlreiche kleine Plättchen in der Haut, welche das sehr verlängerte Rostrum bedeckt. Wie man nach Maceration in Kalilauge erkennt, sind dieselben sehr lang und äussert schmal. Sie liegen der Länge nach in der Richtung des Rostrum dicht nebeneinander. Auf ihrer Oberfläche tragen sie eine oder zwei Reihen von Stacheln, die an ihrer Basis durch einen Streifen von Knochengewebe untereinander verbunden leistenartige Erhabenheiten hervorrufen. Einen gleichen Besatz von Stacheln lassen auch die grösseren Belegknochen auf ihrer Oberfläche erkennen. Auf den Schildern des Kiemendeckels sind die Stacheln in Reihen angeordnet, die von einer Stelle in der Mitte des Knochens nach der Peripherie radienartig divergiren.

Wenn man alle hier hervorgehobenen Verhältnisse berücksichtigt, so herrscht zwischen den Belegknochen des primären Schultergürtels und des Primordialcranium einerseits und den Schildern und Schuppen des Rumpfes andererseits in jeder Beziehung eine so grosse Aehnlichkeit, dass gegen die Zusammengehörigkeit dieser verschiedenen Bildungen wohl kein Zweifel erhoben werden kann.

3. Das secundäre Flossenskelet.

Als ein dritter Theil des gesammten Hautskelets bleibt uns jetzt noch das secundäre Flossenskelet zu betrachten übrig. Dasselbe zeigt bei den Acipenseriden im Allgemeinen einfachere Verhältnisse, als wir sie bei den Siluroiden vorgefunden haben.

Bei A. Ruthenus werden die paarigen Brust- und Bauchflossen, die unpaare Rücken-, After- und Schwanzflosse, wenn wir zunächst von den am Anfangstheil der Flossen gelegenen knöchernen Gebilden absehen, die wir erst später betrachten wollen, von sehr zahlreichen, gegliederten Strahlen gestützt, die von der Basis bis zur Peripherie den gleichen Bau besitzen (Taf. XXIV Fig. 9). Sie liegen sehr dicht nebeneinander, indem sie nur von schmalen nackten Hautstreifen etwa von der Breite der Strahlen selbst getrennt werden Nirgends finden sich bei den von mir untersuchten jungen Exemplaren von A. Ruthenus Strahlen, die sich nach der Peripherie zu dichotomisch theilen. Jeder Strahl besteht aus zwei Plättchenreihen, die je einer Integumentseite angehören und daher einander opponirt sind (Taf. XXVIII Fig. 4). Man kann in Folge dessen auch hier eine abgetrennte Flosse mit grosser Leichtigkeit in zwei einander vollkommen gleiche Lamellen zerlegen.

Die einzelnen Plättchen stimmen von der Basis bis zur Peripherie der Flossenstrahlen in Grösse und Form fast vollständig überein. Sie sind rein oblong, ziemlich schmal, auf ihrer unteren Seite etwas ausgehöhlt und auf ihrer oberen dem entsprechend gekrümmt. Hier sind sie mit einer niedrigen Leiste versehen, auf welcher sich drei bis fünf Stacheln erheben, die mit ihrer gekrümmten Spitze dem Flossensaum zugewendet sind. Die dünnen Plättchen bestehen aus Knochengewebe mit reichlich verästelten Knochenkörperchen, die Stacheln dagegen besitzen wieder denselben Bau, welchen wir an entsprechenden Gebilden auf allen übrigen Integumentossifikationen vorgefunden haben. Auf das Lagerungsverhältniss der Plättchen zu einander und auf ihre Befestigung im Integument brauche ich nicht weiter einzugehen und verweise ich hier auf das früher vom Flossenskelet der Siluroiden Gesagte und auf den Taf. XXVIII Fig. 4 dargestellten Querschnitt durch ein Flossenglied von A. Ruthenus. Nur das sei noch besonders hervorgehoben, dass zwischen je zwei opponirten Flossenplättchen ein von lockerem Bindegewebe ausgefüllter niedriger Canal liegt und dass sich in demselben nicht wie bei den Siluroiden bestimmte straffere Bindegewebszüge unterscheiden und als Kreuzbänder beschreiben lassen.

Einen von dieser Schilderung etwas abweichenden Befund gab mir die Untersuchung des Flossenskelets von A. Sturio. Hier zerfallen nämlich die an der Basis einfachen gegliederten Strahlen etwa in der Mitte der Flosse in zwei nach der Peripherie zu divergirende Plättchenreihen. Eine weitere Abänderung hängt hiermit gleichzei-

tig zusammen. Während bei A. Ruthenus alle Plättchen von der Basis bis zur Peripherie dieselbe Form und Grösse besitzen, sind sie bei Sturio an der Flossenbasis breiter, als von der Stelle an, wo die dichotomische Theilung der Strahlen stattfindet. Diese Abweichungen erklären sich nun in ähnlicher Weise, wie bei den Siluroiden aus einer von der Basis aus erfolgten seitlichen Verschmelzung zweier ursprünglich getrennt neben einander verlaufender Strahlen. Wenn man eine in Kalilauge aufgehellte Flossenlamelle bei schwacher Vergrösserung betrachtet, so kann man leicht verfolgen, wie in der Mitte der Flosse zwei Plättchenreihen sich mit ihren medianen Rändern mehr und mehr aneinander legen und endlich durch Verknöcherung des Zwischengewebes verschmelzen. Die so entstandenen breiten Plättchen tragen indessen auch nur eine einzige Reihe von Hautstacheln, was darauf zurückzuführen ist, dass vor eingetretener Verschmelzung meist eine Plättchenreihe ihre Hautstacheln verloren hat.

Wie am Anfang dieses Abschnittes bereits hervorgehoben wurde, liegen am vorderen Rande der verschiedenen Flossen knöcherne Gebilde, welche von den gegliederten Flossenstrahlen in ihrem Bau abweichen. Namentlich gilt dies für die Brust- und Schwanzflosse.

Der vordere Rand der Brustflosse ist von einem starken, knöchernen, langen Stab gestützt, der in eine dünne Spitze ausläuft. Mit seiner Basis ist er in eine Höhlung des Claviculare eingelenkt gleich dem ersten ungegliederten Strahl der Brustflosse bei Hypostoma. In seinem Inneren enthält der Stab keine Höhlung, dagegen unterscheidet sich das periphere Knochengewebe von dem centralen in seiner Beschaffenheit; während ersteres compact ist und eine feste Rindenschicht bildet, ist letzteres porös und von Markcanälen reichlich durchsetzt. Die Oberfläche des Stabes ist der Länge nach von hervorspringenden parallel verlaufenden Leisten bedeckt, von welchen die nach der Flosse zu gelegenen mit Stacheln versehen sind und hierdurch eine Uebereinstimmung mit den angrenzenden Flossenplättchenreihen erkennen lassen. Bei A. Sturio habe ich zwei dieser mit Stacheln besetzten Leisten etwa in der Mitte des Stabes aufhören und in gegliederte Flossenstrahlen sich verlängern sehen. Auf diese Beobachtung möchte ich hier besonders aufmerksam gemacht haben, weil dieselbe mir auf die Entstehung des Knochenstabes Licht zu werfen scheint.

Von viel geringerem Umfang und anderer Beschaffenheit sind

die knöchernen Gebilde im Anfang der Schwanz-, der Rücken-, After- und Bauchflosse.

Die Schwanzflosse bildet auf eine ziemlich beträchtliche Strecke am Rücken nur eine niedrige Falte und fühlt sie sich hier hart und unbiegsam an; durch Erwärmen in Kalilauge isolirt man bei A. Ruthenus gabelförmig gestaltete Knochenstücke (Taf. XXIV Fig. 8 *b*). Dieselben bestehen aus zwei dünnen geraden Stäbchen, die mit ihren oberen Enden unter einem spitzen Winkel zusammenstossen und verschmolzen sind. Auf ihrer Oberfläche tragen sie, wie die Flossenplättchen, eine einfache Reihe von Stacheln, welche nach auf- und rückwärts gerichtet sind. Bei A. Sturio sind die beiden Schenkel dieser gabelförmigen Gebilde plattenartig verbreitert und mit mehreren Reihen von Hautstacheln besetzt. Die der Art beschaffenen Skeletstücke sind in der niedrigen Falte, mit welcher die Schwanzflosse beginnt, dicht hinter einander in der Weise eingebettet, dass sie mit ihren beiden Schenkeln oberflächlich in je einer Integumentseite und mit ihrer Spitze in dem freien Hautrand liegen. Nach rückwärts, wo die Schwanzflosse höher wird, schliessen sich nun an diese gabelförmigen Knochen nicht sofort gegliederte Flossenstrahlen an, sondern es folgt zunächst eine Anzahl paariger, d. h. in je einer Integumentseite liegender ungegliederter Stäbchen; an diese reihen sich dann gegliederte Strahlen an, die zuerst von wenigen Plättchen gebildet werden. In ähnlicher Weise findet man auch am ventralen Anfangstheil der Schwanzflosse, sowie am Anfang der After-, Bauch- und Rückenflosse meist erst ein unpaares Knochenplättchen und hinter diesem eine kleinere oder grössere Anzahl paariger ungegliederter Stücke von stabförmiger Beschaffenheit mit Hautstacheln auf ihrer Oberfläche.

Der Beschreibung der verschiedenen Formen des Flossenskelets lasse ich in derselben Weise, wie ich es bei der Untersuchung der Siluroiden gethan habe, einige Beobachtungen über das Verhalten des Flossensaums und über die Neubildung der Flossenplättchen nachfolgen. Wie bei den Panzerwelsen hören auch bei den Acipenseriden in einiger Entfernung vom Flossenrand die gegliederten Strahlen auf und in ihrer Verlängerung erscheinen Bündel glänzender Fäden, die nach der Peripherie zugespitzt enden, die sogenannten Hornfäden. Bei ganz jungen etwa 5 Cm. grossen Sterlet, wo die Anlage der Integumentossificationen noch nicht begonnen hat, wird die ganze Flosse nur von solchen Fäden gestützt. Sie sind hier der Grösse der Thieres entsprechend sehr fein und liegen dicht

neben einander in jeder Integumentseite ohne in Bündel abgetheilt zu sein. Die Neubildung von Flossenplättchen findet auch bei ausgebildeten Thieren an der Peripherie der Flosse noch statt, und treten uns hier ähnliche Verhältnisse entgegen, wie wir sie bereits bei den Acipenseriden kennen gelernt haben. In einiger Entfernung vom Flossenrand ist unmittelbar auf der Oberfläche der Hornfäden-Bündel eine äusserst dünne sclerosirte Gewebsschicht wahrzunehmen. In derselben ist an den Stellen, welche den späteren Gelenken der Flossenplättchen entsprechen, die Verkalkung unterblieben und ist hierdurch das schleierförmig ausgebreitete Knochengewebe schon deutlich in einzelne Plättchen abgetheilt. Während auf dem am meisten peripher gelegenen Plättchen die Hautstacheln noch fehlen, finden sich deren einer oder zwei auf dem proximalen Ende des nächstfolgenden Plättchens und auf dem weiter sich anschliessenden die volle Anzahl der Hautstacheln entwickelt. Zugleich wird die Knochenlamelle, je mehr wir uns von der Flossenperipherie entfernen, stärker, indem die Verknöcherung in dem Gewebe zwischen den Hornfäden nach abwärts sich fortgesetzt und auch eine dünne unterhalb liegende Schicht ergriffen hat. Man kann jetzt noch die Hornfäden, welche so in die Zusammensetzung des Flossenplättchens mit hineingezogen sind, deutlich erkennen. Bei weiter proximal gelegenen Plättchen ist dies nicht mehr möglich, indem Hornfäden und einhüllendes Bindegewebe in eine gemeinsame Knochensubstanz umgewandelt sind. Zwischen den Flossenplättchen gehen die Hornfäden mit in die Ligamente über.

Vergleichender Theil.

Im beschreibenden Theil dieser Untersuchung sind wir mit verschiedenen Bildungen des Hautskelets der Acipenseriden bekannt geworden, Bildungen, die namentlich durch Grösse und Form auf das Mannigfaltigste von einander abweichen. Dieselben lassen sich indessen nicht scharf von einander trennen, sondern sind bei genauer Untersuchung durch Uebergangsformen vielfach verbunden. Als einfachste Form des Hautskelets haben wir kleinste Knochenplättchen kennen gelernt, die auf ihrer Oberfläche einen einzigen Stachel tragen. Hauptsächlich bei A. Ruthenus fanden wir diese Form in den Hautstreifen zwischen den Schilderreihen weit verbreitet, während bei A. Sturio umfangreichere Ossificationen an

diesen Stellen auftreten. Es liessen sich hier von der einfachsten Form des Hautskelets zu grösseren Knochentafeln mit zahlreichen Stacheln und von diesen zu den Schildern, welche in fünf regelmässigen Längsreihen bei den Acipenseriden den Rumpf bedecken, Uebergangsformen nachweisen. Die Schilder des Rumpfes sahen wir aber weiter mit den Belegknochen des inneren Skelets in continuirlichem Zusammenhange stehen und konnten wir die letzteren als eine Fortsetzung des Hautpanzers auf das Primordialcranium betrachten. Als den am eigenartigsten gestalteten Theil des Hautskelets lernten wir endlich das Flossenskelet kennen. Die dasselbe bildenden Knochenplättchen zeigten hier eine characteristische regelmässige oblonge Form und eine übereinstimmende Grösse.

Bei einer vergleichenden Betrachtung lassen die hier aufgeführten verschiedenen Bildungen des Hautskelets, mögen uns dieselben als Schüppchen, Täfelchen und Schilder, oder als Belegknochen des inneren Skelets oder als Theile der Flossenstrahlen entgegentreten, vielfache und wichtige Uebereinstimmungen erkennen. Dieselben äussern sich namentlich in zwei Puncten, erstens in der oberflächlichen Lagerung aller Ossificationen unmittelbar unter der Epidermis in den oberen Lamellen der geschichteten Cutis und zweitens darin, dass ihre Oberfläche in gleicher Weise kleine Hautstacheln trägt, welche aus einer homogenen Knochensubstanz bestehen und die Epidermis durchbohren.

Wenn ich die hier kurz zusammengestellten Verhältnisse berücksichtige und sie zu einer Erklärung der verschiedenen Formen des Hautskelets zu verwerthen suche, so gelange ich zu demselben Endergebniss, welches mir die vergleichend-anatomische Untersuchung des Hautskelets der Siluroiden geliefert hat. Auch bei den Acipenseriden lassen sich die einzelnen Theile des Hautskelets von einer einfachen Grundform ableiten. Dieselbe hat sich bei A. Ruthenus und Sturio noch unverändert an einzelnen Stellen ihrer Körperoberfläche in den kleinsten einen einfachen Stachel tragenden Knochenplättchen erhalten. Durch Verschmelzung einer geringeren oder grösseren Anzahl dieser Elemente sind die kleineren und grösseren Knochentäfelchen, sind die Schilder des Rumpfes und die Belegknochen des primären Schultergürtels und des Primordialcranium entstanden. Auch für die Flossenplättchen nehme ich die gleiche Genese an und deute die Entwicklung derselben an der Flossenperipherie, wie sie thatsächlich sich beobachten lässt, als eine vom ursprünglichen Bildungsmodus abgeleitete. Es lassen sich hier in

jeder Beziehung dieselben Betrachtungen anstellen, welche ich im vergleichenden Theil der Untersuchung über das Hautskelet der Siluroiden bereits eingehender durchgeführt habe, und halte ich es daher für überflüssig, hier noch einmal auf dieselben zurückzukommen.

Dagegen will ich noch in Kürze drei Puncte hervorheben, welche mir einer besonderen Erwähnung werth scheinen.

1) Bei kleinen Sterlet finden wir die Schilder von ganz dünnen Knochenplättchen gebildet, die von dem subcutanen Gewebe durch eine beträchliche Anzahl von unverkalkten Cutislamellen getrennt werden. Bei älteren Thieren haben die Schilder an Grösse und Dicke zugenommen, indem die Verknöcherung tiefere Schichten ergriffen hat. Bei grossen Exemplaren von A. Sturio endlich nehmen die Schilder die ganze Dicke der Cutis ein. So sehen wir hier gewissermassen vor unseren Augen einen Process sich vollziehen. den wir zur Ableitung der Schilder der Panzerwelse hatten voraussetzen müssen. Wir sehen, wie eine Verknöcherung, die im Zusammenhang mit der Entstehung von Hautstacheln in den oberflächlichsten Schichten der Cutis eintritt, dann auf tiefere Schichten sich weiter fortsetzt und immer neues Gewebe sich assimilirt. Dieser weiterschreitende Verknöcherungsprocess führt endlich dahin, dass bei erwachsenen Thieren gegen die mächtige Entwicklung des Knochengewebes die kleinen stachelartigen Erhabenheiten auf der Oberfläche der Schilder ganz zurücktreten, wie sie denn bis jetzt von den meisten Forschern übersehen und von allen in ihrer wahren Bedeutung nicht erkannt worden sind.

2) In dem über das secundäre Kopfskelet handelnden Theil habe ich namentlich auf dem Rostrum zahlreiche kleine, unregelmässig geformte Belegknochen beschrieben und erblicke ich hierin ein weiteres Beispiel für die schon bei Besprechung des Kopfskelets von Hypostoma geäusserte Ansicht, dass die bei den höheren Wirbelthieren in beschränkterer Anzahl vorhandenen typischen Belegknochen erst allmälig durch weitergehende Verschmelzungen und durch eine engere Beziehung an die gegebene Unterlage sich herausbilden.

3) Bei der Ableitung der verschiedenen Bildungen des Flossenskelets kann man in Zweifel gerathen, ob der erste Strahl der Brustflosse auch aus einer Verschmelzung von Hautstacheln und in welcher Weise er dann entstanden ist. Zur Beantwortung dieser Frage scheint es mir von Bedeutung zu sein, dass auf der Oberfläche dieses

stabförmigen Stückes eine Anzahl leistenförmiger Erhabenheiten seiner Länge nach verlaufen und dass die nach Innen gelegenen mit Hautstacheln besetzt sind. Dieses Verhältniss gewinnt namentlich eine weitere Bedeutung, wenn wir die von mir bei A. Sturio gemachte Beobachtung heranziehen, dass nach der Spitze des Stabes die zwei innersten Leisten aufhören und in zwei gegliederte Flossenplättchenreihen übergehen. Die angeführten Thatsachen scheinen mir nun dafür zu sprechen, dass das stabförmige Knochenstück der Brustflossen durch eine weit gediehene Verschmelzung zahlreicher gegliederter Flossenstrahlen entstanden ist. Es würden dann die leistenförmigen Erhabenheiten der Knochenrinde auf die Anzahl der verschmolzenen Strahlen hinweisen.

Wenn wir auf den zurückgelegten Weg zurückblicken und die im ersten und zweiten Abschnitt dieser Untersuchung erhaltenen Resultate untereinander vergleichen, so sehen wir in jeder Beziehung den an einer früheren Stelle gethanen Ausspruch bestätigt, dass das Hautskelet der Siluroiden und der Acipenseriden ein Seitenstück zu einander bilden. Bei beiden sind die nach den einzelnen Körperregionen verschiedenen Skelettheile von einfachen Grundformen ableitbar, bei beiden müssen wir einen indifferenten Zustand des Hautskelets voraussetzen, auf welchem die gesammte Körperoberfläche mit kleinsten Hautzähnchen oder Hautstacheln bedeckt gewesen ist. Nur ein bedeutsamer Unterschied tritt uns bei dieser Vergleichung entgegen und dieser betrifft die Beschaffenheit der einfachsten Integumentossificationen, welche wir als Grundformen bei den Siluroiden und Acipenseriden haben nachweisen können.

Das Verhältniss, in welchem diese beiden Grundformen zu einander stehen, habe ich jetzt noch näher zu bestimmen und hebe ich zu dem Zwecke zunächst die übereinstimmenden und die unterscheidenden Merkmale zwischen beiden hier kurz hervor, alsdann werde ich für sie eine Erklärung zu geben versuchen.

Die Hautzähne der Siluroiden und die Hautstacheln der Acipenseriden gleichen sich in ihrer äusseren Form, insofern beide einen unteren plattenartigen Theil und einen über die Hautoberfläche hervorstehenden Stachel erkennen lassen. Bei beiden besteht der plattenartige Theil aus Knochengewebe und ist in den oberflächlichen

Cutislamellen befestigt. Hautzähne und Hautstacheln sind ursprünglich nach unserer Annahme über das gesammte Integument gleichmässig verbreitet gewesen und sind aus ihnen durch Verschmelzung und damit in Zusammenhang stehende weitere Umbildung gleiche Producte in der Haut des Rumpfes, auf dem dicht unter die Körperoberfläche tretenden primären Skelet und auf den Flossen hervorgegangen.

Dagegen beruhen die Verschiedenheiten zwischen den Hautzähnchen und den Hautstacheln in dem Bau des über die Hautoberfläche hervorstehenden Theiles. Bei den Panzerwelsen ist derselbe ein echtes Zähnchen, er enthält eine Pulpahöhle und besteht aus Dentin und Schmelz. Von der Gelenkverbindung mit dem Basalplättchen können wir hier absehen, da dieselbe schon als eine später erworbene Einrichtung beurtheilt worden ist. Bei den Acipenseriden ist der Stachel sehr einfach gebaut, indem er der Schmelzbekleidung, der Dentinröhrchen und einer Pulpahöhle ermangelt und allein von einer homogenen Grundsubstanz gebildet wird.

Die an erster Stelle hervorgehobenen übereinstimmenden Merkmale veranlassen mich, zwischen beiden Formen einen verwandtschaftlichen Zusammenhang anzunehmen und die zwischen ihnen bestehenden Verschiedenheiten als später eingetretene Abänderungen aufzufassen. Hier frägt es sich nun, welche der beiden geschilderten Formen uns den ursprünglichen Zustand am meisten erhalten zeigt. Sind die Hautzähne der Siluroiden von den Hautstacheln der Acipenseriden oder sind umgekehrt diese von jenen abzuleiten?

Für die erste Möglichkeit spricht die grosse Einfachheit, welche die Stacheln der Acipenseriden in ihrem Bau erkennen lassen. Man kann annehmen, dass überhaupt die Integumentossificationen ursprünglich durch Verknöcherung von Hautpapillen entstanden sind und dass weiterhin aus ihnen die eigentlichen Zahnbildungen sich entwickelt haben. In diesem Falle müsste sich der Umbildungsprocess dann in der Weise vollzogen haben, dass die Verknöcherung auf die Peripherie der Hautpapillen beschränkt blieb und hierdurch eine Pulpahöhle entstand, dass die Zellen mit Ausläufern in die homogene Grundsubstanz eindrangen und Dentin bildeten, dass endlich die den Zahn überziehenden Epithelzellen ein Schmelzkäppchen ausschieden.

Auf den ersten Blick mag diese Annahme, welche zugleich für die Genese der Zahnbildungen eine Erklärung liefert, manches Be-

stechende für sich haben. Im Einzelnen kann aber für sie nicht nur kein Beweis beigebracht werden, sondern es lassen sich gegen sie erhebliche Einwände bei genauerer Prüfung erheben.

Gegen diese Annahme sprechen die Beziehungen, in welchen das Hautskelet der Acipenseriden und der Siluroiden zu demjenigen der Selachier steht. Bei einem Vergleich dieser Bildungen untereinander kann es keinem Zweifel unterliegen, dass bei den Selachiern, auch dann wenn wir von ihrer systematisch niedern Stellung ganz absehen, ein primitiverer Zustand vorliegt. Denn wir finden bei ihnen alle Theile des Hautskelets im gesammten Integumente gleichartig beschaffen, nirgends gehen die Placoidschuppen jene Verschmelzungen ein, wie die Hautzähne der Siluroiden und die Hautstacheln der Acipenseriden, wodurch die gleichförmige Beschaffenheit ihres Hautskelets aufgehoben ist und die verschiedensten Skeletbildungen durch Differenzirung entstanden sind. Hieraus kann man aber weiter schliessen, dass auch in ihrer histologischen Beschaffenheit die Placoidschuppen — und diesen gleichen ja die Zähne der Siluroiden fast vollständig — ursprünglichere Einrichtungen uns zeigen als die an und für sich einfacher gebauten Hautstacheln der Acipenseriden.

Noch wichtiger scheint mir ein zweiter Gesichtspunct zu sein, welchen ich der Beziehung entnehme, die zwischen dem Hautskelet und den Zähnen der Mundhöhle besteht. Wie schon von verschiedenen Seiten [1]) hervorgehoben worden ist, sind Mund- und Hautzähne homologe Gebilde, sie sind beide von einer gemeinsamen Grundform abzuleiten. Für die zu lösende Frage ist es nun von grosser Bedeutung, dass bei vielen Selachiern eine fast vollkommene Gleichartigkeit zwischen den Ossificationen der Haut und der Mundschleimhaut beobachtet wird. Wir müssen daher auch in dieser Beziehung anerkennen, dass das Hautskelet der Selachier jedenfalls ein sehr primitives ist, und macht dies Gegenbaur mit Recht in seiner Einleitung zum Kopfskelet der Selachier geltend, in dem Abschnitt, in welchem er ihre systematische Stellung festzusetzen versucht. Wie verhalten sich nun in diesem wichtigen Puncte, so werden wir wei-

---

[1]) Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft III., 1872. Oscar Hertwig. Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. N. F. I.

ter fragen, die Acipenseriden? Sind auch hier vielleicht die Zähne und die Hautstacheln gleich gebaut?

In Owen's Odontography[1] und in vielen systematischen Schriften findet man die Angabe, dass die Störe zahnlos sind und dass nur bei einigen Spatularien in der Jugend Zähne zur Entwicklung kommen. Für Acipenser Ruthenus trifft diese Angabe nicht vollständig zu. Zwar ist es richtig, dass in ihrem Ober- und Unterkiefer die Zähne fehlen, dagegen sitzen auf ihren Kiemenbogen, wie dies bei Fischen so häufig der Fall ist, Streifen von kleinen Zähnchen. Jedes Zähnchen (Taf. XXIV Fig. 11 bildet einen an der Basis verbreiterten, nach oben sich plötzlich verdünnenden und in eine gekrümmte Spitze auslaufenden Kegel. Die Spitze ist gelb gefärbt und besteht, wie man sich bei Zusatz von Salzsäure leicht und sicher überzeugt, aus Schmelz. Die Pulpahöhle ist sehr geräumig, der Mantel des Kegels dagegen sehr dünn und enthält derselbe nur in seinem oberen Theile Dentinröhrchen. An ihrer Basis hängen die einzeln Zähnchen durch eine dünne Knochenlamelle untereinander zusammen.

Wie aus dieser Schilderung hervorgeht, fehlt bei den Acipenseriden die bei den Selachiern bestehende Gleichartigkeit zwischen den Ossificationen der Haut und der Mundschleimhaut und lässt sich hieraus folgern, dass einer der beiden Theile Abänderungen erfahren hat. Man könnte nun annehmen wollen, dass die Hautstacheln die primitiven, die Zähne dagegen die abgeänderten und zwar in ihrem histologischen Baue höher differenzirten Gebilde sind. Gegen diese Erklärung spricht aber ausser vielen anderen Gründen schon der Umstand, dass uns das Zahnsystem der Acipenseriden in einem rudimentären Zustand entgegentritt, eine stattgehabte Weiterentwicklung desselben daher nicht wohl angenommen werden kann. — Wenn wir nun noch weiter in Betracht ziehen, dass die Zähne der Acipenseriden und der Selachier in ihrem Bau übereinstimmen und dass letztere wieder den Placoidschuppen gleichen, so werden wir wohl einer andern Erklärung den Vorzug geben müssen, nach welcher die Hautstacheln der Acipenseriden die abgeänderten Theile sind. Dieselben haben dann im Vergleich zu den Hautzähnen der Siluroiden und zu den Placoidschuppen der Selachier, welche wir jetzt als die primitiveren Formen beurtheilen, hauptsächlich eine

[1] Owen. Odontography. pag. 68.

gewebliche Rückbildung erfahren. Die von den Epithelzellen früher gelieferte Schmelzbekleidung kommt nicht mehr zur Entwicklung; die Dentinröhrchen fehlen, indem die Bildungszellen der homogenen Substanz des Stachels in dieselbe nicht mehr mit Ausläufern eindringen: drittens ist die einstmals vorhanden gewesene Pulpahöhle vollständig verknöchert.

Die hier gegebene Erklärung werden wir um so weniger beanstanden können, als sich in der That der Nachweis führen lässt, dass von den Umänderungen, durch welche ich die Hautstacheln der Acipenseriden entstanden sein lasse, echte Zahnbildungen in zahlreichen Fällen wirklich betroffen worden sind. Wir kennen Zähne, denen der Schmelzbeleg fehlt, Zähne, deren Dentin keine Röhrchen enthält, Zähne, deren Pulpahöhle verknöchert ist. Einige Beispiele mögen hier als Beleg für diese Behauptungen eine Stelle finden.

Was den ersten Punct betrifft, so habe ich schon im Laufe dieser Untersuchung hervorgehoben, wie bei den Zähnchen, welche die Rumpfschilder von Callichthys bedecken, der Schmelzüberzug sehr spärlich ist und wie es mir an den Zähnchen der Bauchhaut überhaupt nicht mehr gelang, Schmelz nachzuweisen. Durch vollständigen Schmelzmangel sind weiterhin die echten Hautzähnchen ausgezeichnet, welche sich auf den Copulationsorganen der Chimären als spärliche Reste einer ursprünglich über das ganze Integument verbreiteten Bezahnung erhalten haben (Taf. XXIV Fig. 12). Sie bestehen aus einem kleinen in der Cutis festsitzenden Basalplättchen und einem von ihm sich erhebenden, langen, dünnen, gekrümmten Stachel. An letzterem kann man eine lange Pulpahöhle und um dieselbe echtes Dentingewebe unterscheiden. Dagegen fehlt ein Schmelzüberzug, wie denn bei Anwendung von Salzsäure die Zahnspitze in ihrer Form nicht verändert und ihre Grundsubstanz nach Auszug der Kalksalze nicht aufgelöst wird. Endlich finden sich in der Literatur mehrfache, genaue Angaben von Schmelzlosigkeit von Zähnen der Mundhöhle (Heincke, Tomes).

Für den Mangel der Dentinröhrchen in echten Zähnen haben wir in dieser Abhandlung bereits ein Beispiel kennen gelernt. Während in den reichlich entwickelten und grossen Hautzähnen von Hypostoma das Dentin dicht neben einander verlaufende Röhrchen aufwies, fehlten solche ganz in den auch nach Verbreitung und Grösse reducirten Zähnchen von Callichthys.

Die dritte von mir hervorgehobene Umänderung, die Verknö-

cherung der Zahnpapillen, ist eine bei Teleostiern, Amphibien und Reptilien häufig zu beobachtende Erscheinung. Meist bildet sich hierbei eine als Vasodentin bezeichnete Gewebsform.

Auf Grund dieser Beobachtungen und der auf den letzten Seiten durchgeführten Erörterungen können wir somit zum Schluss dieser Untersuchung den Satz aufstellen:

Die Placoidschuppen der Selachier und die Hautzähne der Siluroiden sowie die Hautstacheln der Acipenseriden sind homologe Gebilde und zwar müssen die letzteren von ersteren abgeleitet werden.

In den folgenden Untersuchungen wird dieser Satz noch durch weitere Thatsachen gestützt werden und wird zugleich seine Bedeutung für die einheitliche Auffassung der Integumentossificationen noch mehr hervortreten, da sich nachweisen lässt, dass auch die mannigfachen Schuppenbildungen der Teleostier auf einfachere Formen, welche den Hautstacheln der Acipenseriden gleichen, zurückführbar sind.

Jena, Anfang Mai 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

(Figur 2, 5—12 nach in Kalilauge isolirten Präparaten gezeichnet.)

Figur 1. Zwei Flossenstrahlen aus der Schwanzflosse von Callichthys longifilis. 1 mal vergr.

Figur 2. Ein kleines, mit Kalilauge isolirtes Knochentäfelchen, dessen Zähne abgelöst sind, aus der Umgebung des Afters von Hypostoma. 20 mal vergr.

Figur 3. Ein Stück des Hautpanzers von Callichthys longifilis. Natürliche Grösse.

Figur 4. Ein Stück des Hautpanzers von Hypostoma Commersonii. Natürliche Grösse.

Figur 5. Ein 2 Zähne tragendes Knochenplättchen aus der Umgebung des Afters von Hypostoma. 50 mal vergr.

Figur 6. Ein Knochenplättchen mit 2 Zahnsockeln aus der Bauchhaut von Callichthys. 80 mal vergr.

Figur 7. Kleinstes Knochenplättchen mit 1 Zahn aus der Bauchhaut von Callichthys. 80 mal vergr.

Figur 8. Knochenplättchen vom gegliederten Theil des ersten Strahles der Bauchflosse von Hypostoma. 20 mal vergr.

Figur 9. Isolirtes Schild des Rumpfpanzers von Hypostoma. Natürliche Grösse.

Figur 10. Kleinstes Knochenplättchen mit einem Zahnsockel aus der Umgebung des Afters von Hypostoma. 50 mal vergr.

Figur 11 und 12. Flossenplättchen von der Peripherie der Schwanzflosse von Hypostoma; das eine von oben, das andere seitlich gesehen. 50 mal vergr.

Tafel XXIV.

(Alle Figuren mit Ausnahme von Figur 10 nach mit Kalilauge behandelten Präparaten gezeichnet.)

Figur 1. Ein Stück Bauchhaut, in Kalilauge aufgehellt, von Acipenser Ruthenus (17 Cm. lang). 10fach vergr.

Figur 2. Ein Seitenschild von A. Ruth. (17 Cm. lang). 10fach vergr.

Figur 3. Rhombische Schuppen von der Seite des Schwanzes von A. Ruth. (17 Cm. lang). 10fach vergr.

Figur 4. Stück eines Rückenschildes von A. Ruth. (17 Cm. lang). 10fach vergr.

Figur 5. Vier verschmolzene Hautstacheln von A. Ruth. (30 Cm. lang). 20fach vergr.

Figur 6. Sechs verschmolzene Hautstacheln von A. Ruth. (30 Cm. lang). 20fach vergr.

Figur 7. Hautstachel von A. Ruth. (17 Cm. lang). 80fach vergr.

Figur 8. Ossificationen am Anfang der Flossen. Natürl. Grösse.
a. Der ersten Rückenflosse.
b. Des oberen Theiles der Schwanzflosse.

Figur 9. Stück der Bauchflosse von A. Ruth. (17 Cm. lang). 10fach vergr.

Figur 10. Ein Stück des Hautpanzers von A. Ruth. (30 Cm. lang). Natürliche Grösse.

Figur 11. Zahn vom Kiemenbogen von A. Ruth. (20 Cm. lang). 80fach vergr.

Figur 12. Hautzahn von Chimaera monstrosa aus der Haut der Copulationsorgane. 50fach vergr.

Tafel XXV.

Figur 1. Durchschnitt durch 2 in sagittaler Richtung sich folgende Schilder des Hautpanzers von Hypostoma. 10fach vergr.

Figur 2. Durchschnitt durch die oberflächliche Schicht eines Schildes von Callichthys longifilis. 500fach vergr.

Figur 3. Durchschnitt durch ein kleinstes 1 Zahn tragendes Plättchen von Hypostoma aus der Umgebung des Afters. 100fach vergr.

Figur 4. Durchschnitt durch 2 auf einander folgende Schilder des Hautpanzers von Callichthys (?). 10fach vergr.

Figur 5. Durchschnitt durch ein Schild des Hautpanzers von Callichthys longifilis. 50fach vergr.

Figur 6. Durchschnitt durch 2 Schilder von der Seite des Schwanzes von Callichthys (?). 20fach vergr.

Tafel XXVI.

Figur 1. Durchschnitt durch ein Stück Bauchhaut von Hypostoma. 20fach vergr.

Figur 2. Durchschnitt durch ein kleinstes 1 Zahn tragendes Plättchen von Callichthys. 80fach vergr.

Figur 3. Durchschnitt durch die Anlage eines Hautzahns von Hypostoma aus der Bauchhaut. 300fach vergr.

Figur 4. Durchschnitt durch einen Strahl der Schwanzflosse von Hypostoma. 20fach vergr.

Figur 5. Durchschnitt durch die Schwanzflosse von Hypostoma in der Nähe ihrer Peripherie. 20fach vergr.

Figur 6. Längsschnitt durch die letzten Flossenplättchen eines Strahles. 50fach vergr.

Tafel XXVII.

Figur 1—4. Vier in einiger Entfernung von einander verfertigte Durchschnitte aus der Mitte eines Flossenstrahles der Schwanzflosse von Hypostoma. 10fach vergr.

Figur 5. Querschnitt durch den gegliederten Theil des ersten Strahles der Bauchflosse von Hypostoma. 10fach vergr.

Figur 6. Längsschnitt durch den beweglichen Theil des ersten Strahles der Bauchflosse von Hypostoma. 10fach vergr.

Figur 7. Durchschnitt durch die Basis eines Strahles der Schwanzflosse von Callichthys longifilis. 10fach vergr.

Figur 8. Querschnitt durch den ersten Strahl der Brustflosse eines kleinen Hypostoma. 10fach vergr.

Tafel XXVIII.

Figur 1. Durchschnitt durch ein Seitenschild von A. Ruth. (17 Cm. lang). 50fach vergr.

Figur 2. Schräger Durchschnitt durch einen Hornfaden eines Embryo von Acanthias vulg. 300fach vergr.

Figur 3. Durchschnitt durch einen Hautzahn von A. Ruth. (20 Cm. lang). 80fach vergr.

Figur 4. Durchschnitt durch einen Flossenstrahl von A. Ruth. (20 Cm. lang). 50fach vergr.

Figur 5. Ende eines Flossenstrahles von Hypostoma mit Kalilauge aufgehellt. 50fach vergr.

Figur 6. Querschnitt durch die Schwanzflosse nahe der Peripherie von einem Embryo von Acanthias vulg.

Figur 7. Durchschnitt durch einen Belegknochen des Primordialcranium von A. Ruth. (20 Cm. lang). 10fach vergr.

Buchstabenerklärung.

a. Schmelz.
b. Dentin.
c. Cement (Basalplatte).
d. Hautstachel.
e. Schichtungsstreifen.
f. Ringband.

Fig 1

Fig 2

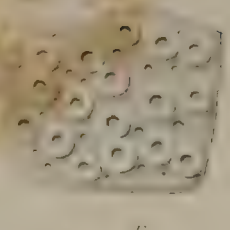


Fig 3

Fig 4

Fig 5

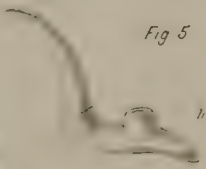


Fig 6

Fig. 7

Fig. 8

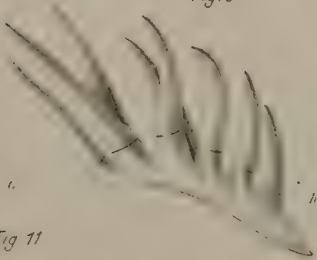


Fig 9

Fig. 10.

Fig 11

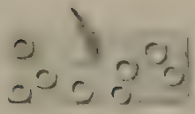


Fig 12

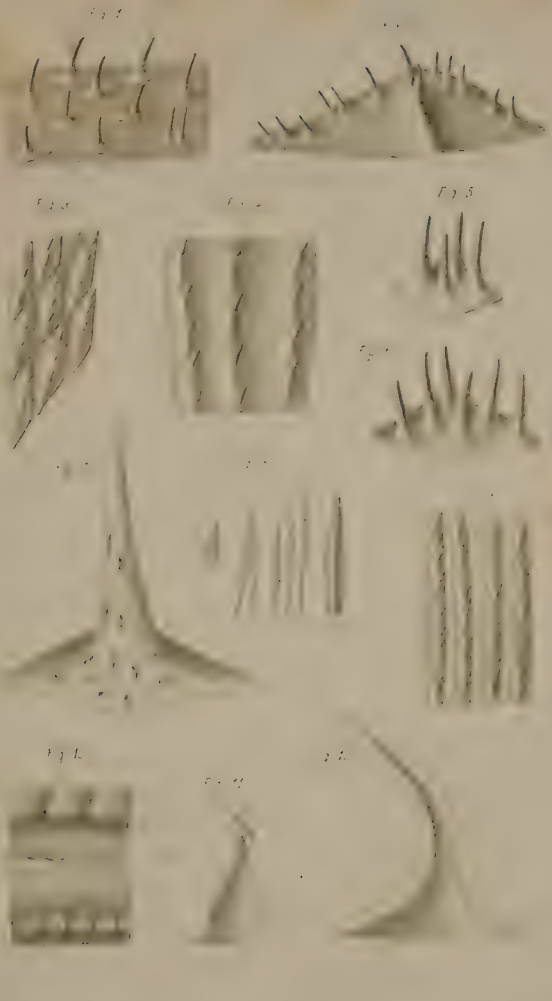


Fig 1

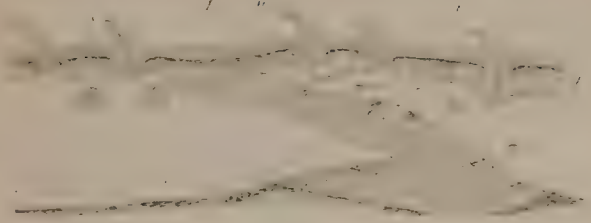


Fig 2

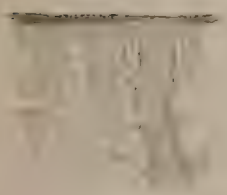


Fig 3

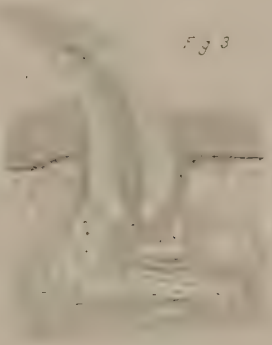


Fig 4

Fig 5

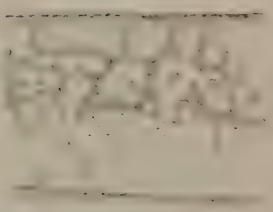


Fig 6

Fig. 1

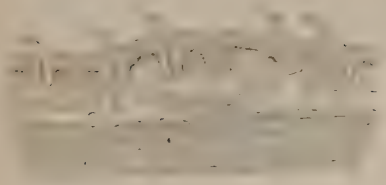


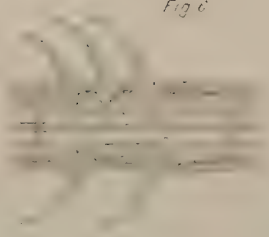
Fig. 2

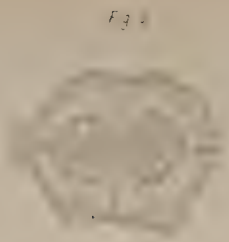
Fig. 3

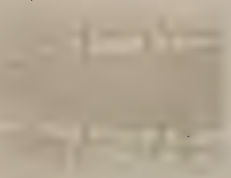
Fig. 4

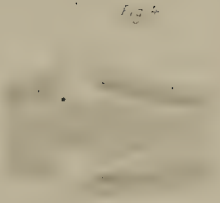
Fig. 5

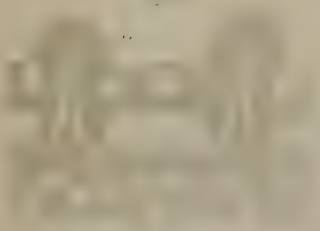
Fig. 6











g. Zapfenartiger Fortsatz an der Basis des Zahns.
h. Sockel des Zahnes (Knochenring).
i. Von der Sockelhöhle seitlich entspringende Canäle.
k. Ausmündung derselben auf der Oberfläche der Knochenplatten.
l. Odontoblastenschicht.
m. Schmelzmembran.
n. Epithelscheide um die Zahnbasis.
o. Schleimzellen.
p. Subepidermoidale Schicht.
r. Aus sich kreuzenden Bindegewebslamellen bestehende Cutis.
s. Lymphartige Hohlräume.
t. Zwischenschuppenband und Längsband der Flossenplättchen.
u. Kreuzband der Flossenplättchen.
v. Durchschnitte der Hornfäden.
w. Hornfäden.
z. Sklerosirte Gewebslage über den Hornfäden. Erste Anlage eines Flossenplättchens.
A. Dorsalschilder.
B. Seitenschilder.
C. Bauchschilder.
D. Zwischen den Schilderreihen liegende mit Hautstacheln bedeckte Haut.
E. Primordialcranium.
F. Vorderer unbezahnter Theil eines Schildes.
G. Bezahnter hinterer Randtheil eines Schildes.
M. Obere Schicht der Schilder von Callichthys longifilis.
N. Mittlere - - - - - -
O. Untere - - - - - -
P. Durch Verschmelzung hintereinanderliegender Flossenplättchen entstandenes ungegliedertes Flossenstück.

Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere.

Von

C. Gegenbaur.

Die verschiedenen die Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere betreffenden grösseren Fragen bilden ebensoviele theils unversuchte, theils noch nicht zur völligen Lösung gelangte Probleme, an welche zugleich die Möglichkeit eines Weiterschreitens in der Erkenntniss dieser grossen Abtheilung des Thierreiches geknüpft ist. Diese Probleme betreffen erstlich das Verhalten der verschiedenen Hauptformen der als Gliedmaassen erscheinenden paarigen Anhangsgebilde des Körpers zu einander, zweitens das Verhalten des vorderen Paares zum hinteren, d. h. die Frage inwiefern in beiden eine und dieselbe Grundform besteht, so dass die Verschiedenheiten sich als Modificationen einer solchen Grundform ergeben; endlich drittens die Phylogenie der Gliedmaassen. Indem es sich sowohl beim ersten als auch beim zweiten Problem um die Auffindung von »Grundformen« handelt, um den Nachweis eines gemeinsamen Urtypus, der durch die Aenderung der an ihn gestellten functionellen Ansprüche, und der darauf basirten physiologischen Leistungen mannigfaltigste Modificationen erleidet und Umgestaltungen eingeht, grenzen diese beiden Probleme ganz nahe ans dritte. Dieses ist aber nicht unabhängig von jenen, denn jene anderen bilden die Vorstufen auf denen man zu ihm gelangen wird, sie sind die Voraussetzungen, die vollständig und allseitig klar liegen müssen, wenn die von ihnen ausgehende Forschung nicht auf's Gebiet gewagter Speculation verfallen soll.

Was das erste Problem betrifft, so dürfte gegenwärtig die Auffassung zur allgemeinen Anerkennung gelangt sein, dass wir es nur mit zwei in ihrem Verhalten zu einander noch manche untergeordnete Frage übrig lassenden Hauptformen zu thun haben. Die eine ist bei den Fischen verbreitet, erscheint als Flosse, deren einzelne Theile mehr oder minder innig unter einander verbunden sind, und in der articulirenden Verbindung nur an einer einzigen Stelle, nämlich an dem Anschlusse an den Gliedmaassengürtel, einen höheren Grad der Beweglichkeit ausgebildet zeigen. Das steht wieder in engem Zusammenhange mit der Function, die uns die Flosse als Ganzes, sei es als Ruder- sei es als Schraubenfläche wirksam zeigt.

Die andere Hauptform ist bei den über den Fischen stehenden Wirbelthieren ausgeprägt. Sie zeigt uns die Gliedmaasse nicht mehr in festem Zusammenhange ihrer Einzeltheile, vielmehr bestehen grössere, beweglich unter einander verbundene, vermittels ausgebildeter Articulationen bedeutendere Lageveränderungen gegeneinander ausführende Abschnitte. Diese sind nicht in einer Ebene entfaltet wie es die Flosse der Fische ist, sondern nehmen Winkelstellungen zu einander ein. Es vermag diese Gliedmaassenform mit ihrem letzten, breiter gestalteten Abschnitte noch als Ruder zu wirken, aber sie erscheint vorwiegend durch die Anordnung ihrer einzelnen Abschnitte zu einem Hebelsystem umgebildet, und zur Bewegung des Körpers auf dem Lande bestimmt.

Diese beiden Hauptformen vertheilen sich, nach ihren allgemeinsten Verhältnissen betrachtet, jedoch nicht strenge nach den oben hervorgehobenen Abtheilungen. Unter den höheren Vertebraten repräsentirt die Gliedmaasse der Enaliosaurier oder auch die der Cetaceen die Flossenform, ebenso wie unter den Fischen bei manchen Teleostiern (Pediculati) an der Vordergliedmaasse die Sonderung grösserer im Winkel zu einander gestellter Abschnitte ausgeführt ist. Die nähere Untersuchung dieser Befunde lehrt jedoch überzeugend, dass jene Formen nur scheinbar aberriren, dass die einen nichts weniger als der höheren, die anderen nichts weniger als der niederen Form angehören, und dafür bildet die Grundlage die Prüfung der Skelettheile: die vergleichende Osteologie.

Auf dem Wege der Vergleichung der Skeletgebilde der Gliedmaassen, der zunächst zu einer Ausscheidung der vom Integumente gelieferten Stützbildungen führt, und die dem primären mit knorpeliger Anlage versehenen Skelete zugehörigen Bildungen für sich beurtheilt, ist es möglich die selbst unter den Fischen bestehenden mannig-

fachen Befunde unter einen gemeinsamen Gesichtspunct zu bringen und eine Einrichtung aufzufinden, die als primitive bezeichnet werden darf. Nachdem die Cuvier'sche Deutung des Gliedmaassenskeletes der Fische bisher die herrschende war, versuchte zuerst Bruch [1]) die Anbahnung eines Fortschrittes, indem er das primäre, innere Skelet vom Hautskelet scheidend, das Gliedmaassenskelet der Selachier und Teleostier enger verknüpfte. Wenn auch die Deutung der Theile nicht völlig dem naturgemässen Verhalten entsprach, so ist jener Arbeit doch das grosse Verdienst zuzusprechen, zuerst auf neue Bahnen eingelenkt zu haben. Auf Grund neuer, ausgedehnterer Untersuchungen und daraus sich ergebenden anderen Anschauungen setzte ich mir zur Aufgabe, zunächst jenen Zusammenhang der Formen des Flossenskelets unter den Fischen fester zu begründen [2]), so dass an der Zusammengehörigkeit aller Befunde bei Selachiern, Chimären, Ganoïden und Teleostiern kein begründetes Bedenken bestehen konnte. Auf der anderen Seite war es möglich auch für die höheren Vertebraten, von den Amphibien an, einen Zusammenhang der Einrichtungen nachzuweisen. Die genauere Untersuchung des carpalen und des tarsalen Abschnittes der Gliedmaassen war dazu wesentlich fördernd [3]), so dass bis dahin gerade bei Amphibien und Reptilien nur wenig oder doch nur oberflächlich beachtete Theile als zum Verständniss der gesammten Gliedmaassenbildung ausserordentlich wichtige Factoren sich gestalteten [4]). Aus der Erkenntniss dieses Zusammenhanges trat allmälig das Gemeinsame, Typische, hervor, und es konnte die Verschiedenheit der in den grösseren Abtheilungen bestehenden Verhältnisse als etwas secundäres dargestellt werden, wobei der Ausbildung einzelner, der Rückbildung anderer Stücke und endlich der Concrescenz eine stufenweise und in verschiedenem Maasse sich geltend machende Bedeutung zugewiesen werden musste.

Die Amphibien bildeten dabei den naturgemässen Ausgangspunct. War nachweisbar, dass die hier getroffenen Befunde in Allem primitivere Verhältnisse darboten, als bei Reptilien oder gar Vögeln oder Säugethieren, so musste der Weg rückwärts zu den

---

[1]) Zeitschr. für wiss. Zoolog. Bd. IX. pag. 165.

[2]) Ueber den Brustgürtel und die Brustflosse der Fische. Jen. Zeitschrift Bd. II. pag. 121 — und Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. II. 1865.

[3]) Untersuchungen I. 1864.

[4]) Untersuchungen II. 1865.

niederen, bei Fischen bestehenden Formen gleichfalls nur von den Amphibien aus beginnen. Es waren aber bei den Fischen nicht in jenen Abtheilungen, an deren Gliedmaassenskeleten im Vergleiche zu anderen bereits bedeutende Rückbildungen bestanden, die directen Vergleichungsobjecte zu suchen, sondern nur bei solchen die ursprünglichere, minder modificirte Befunde darboten. Dazu boten sich die Selachier dar. Das typische in der Bildung des Flossenskelets dieser Fische erwies sich in Uebereinstimmung mit dem Verhalten des für die Amphibien gefundenen. Eine Reihe von Skeletstücken, deren erstes dem Gliedmaassengürtel angefügt ist (Stammreihe), trägt lateral eine Anzahl anderer Stücke (Radien), die wieder in verschiedener Art in einzelne Glieder aufgelöst sind. Ich bezeichnete diese Grundform als »Archipterygium«[1] (1869). Mit ihrem Auffinden war die Brücke geschlagen, über die bedeutende Kluft, welche bis dahin die Fische von den höheren Wirbelthieren bezüglich des Verhaltens der Gliedmaassen trennte. Es war aber gleichsam eine Nothbrücke, deren einzelne Theile noch der festeren Fügung entbehrten. Das zeigte sich als mit dem Kundwerden der Organisation von Ceratodus in einer ausgezeichneten Abhandlung GÜNTHER's[2] ein Gliedmaassenskelet dargelegt wurde, welches zwar das von mir aufgestellte Archipterygium enthielt, aber noch mehr als dieses. Das Archipterygium erwies sich danach nicht auf eine irrige Idee gegründet, aber es war unvollständig. Eine Aenderung in der Auffassung des Archipterygiums war geboten. Ceratodus trägt in seinem Flossenskelete offenbar einen noch ursprünglicheren Zustand als die Selachier; GÜNTHER hatte es mit dem von Acipenser verglichen. Näher wären die Selachier gelegen, denn das Flossenskelet von Acipenser leitet sich von diesen ab, nicht umgekehrt. Der Befund von Ceratodus widersprach in keiner Weise meiner Hypothese, ja er bestätigte sie, wenn das Archipterygium modificirt, und an dem Flossenstamm nicht, wie ich anfänglich nach der damaligen Lage der bekannten Thatsachen es musste, nur *eine* Radienreihe, sondern deren *zwei* angenommen wurden. Dem Flossenstamme wurden also dieser aus neuen Thatsachen entspringenden Auffassung gemäss zwei Reihen von Strahlen zugetheilt, und in dieser Gestalt entsprach ihm

[1] Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaassen der Selachier insbesondere. Jen. Zeitschrift. Bd. V. pag. 425.

[2] Philos. Transactions. 1871. Part II. Description of Ceratodus.

nicht nur das Flossenskelet von Ceratodus, sondern auch jenes der Selachier, wenn man für letztere die stattgehabte Rückbildung einer Reihe annahm. Dass diese Annahme nicht eine blosse Vermuthung, sondern thatsächlich begründbar war, erwiesen fernere Untersuchungen an dem Gliedmaassenskelet der Selachier. Das Ende der Brustflosse von Haien ergab mir [1] deutlich noch Reste einer zweiten Radienreihe, und Bunge [2] zeigte darauf (1873) das Vorkommen solcher, einer zweiten Reihe angehörigen Reste von Radien bei einer grossen Anzahl von Rochen. Dass das biseriale Archipterygium als Grundform für Ceratodus, die Selachier, Chimären und Dipnoï gelten durfte, ward seitdem durch keine Thatsache widerlegt. Die Zugrundelegung dieses Archipterygiums bei der Betrachtung der Flossenskelete der genannten Fischabtheilungen lässt das Constante vom Wechselnden, Wesentliches vom Unwesentlichen sondern und gibt die Verknüpfung für mannigfaltige und oft sehr undurchsichtige Formzustände.

Die Beziehung des Archipterygium auf die Gliedmaassenbildung der höheren Wirbelthiere musste vor Allem an die für die Amphibien als typisch angenommene Grundform anknüpfen. In dieser Hinsicht darf ich als nicht unwichtig anführen, dass eine Reihe von Untersuchungen über das Gliedmaassenskelet der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere bezüglich der kritischen Puncte, um welche sich die von mir versuchte Darstellung des Zusammenhangs der mannigfaltigen Formzustände dreht, keine fundamentalen Aenderungen gebracht hat. Es sind das die Untersuchungen von Morse [3] über den Tarsus und Carpus der Vögel, jene von A. Rosenberg [4] über den gleichen, auch noch die Säugethiere mit umfassenden Gegenstand. Leydig [5] prüfte das Gliedmaassenskelet der Eidechsen. Durch Born [6] erfuhr jenes der Anuren wie der Tarsus mehrerer Sauriergruppen eine genaue Durchforschung, und Wiedersheim

---

[1] Ueber das Archipterygium 1871. Jen. Zeitschr. Bd. VII. pag. 131.

[2] Ueber die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygium bei Selachiern und Dipnoern. Jen. Zeitschrift. Bd. VIII. pag. 293.

[3] Annals of the Lyceum Natural History, New-York. Vol. X. 1872.

[4] Ueber die Entwicklung des Extremitätenskeletes. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXIII.

[5] Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. pag. 60, 63.

[6] Die sechste Zehe der Anuren. Dieses Jahrbuch. Bd. I pag. 435 und: Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Dieses Jahrbuch. Bd. II pag. 1.

HEIM [1]) hat an einer grösseren Anzahl von Salamandrinen die Skeletverhältnisse an Vorder- und Hintergliedmaassen genau festgestellt. Auch das Auffinden eines Centrale Carpi beim Menschen durch E. ROSENBERG [2]) spielt hier eine bedeutsame Rolle. Dadurch wurden meine früheren Angaben theils bestätigt, theils erweitert, theils berichtigt.

Die specielleren Beziehungen des Archipterygium hatte ich dahin gedeutet, dass ich für die höheren Wirbelthiere die Stammreihe durch Humerus und Radius an der vorderen Gliedmaasse, für die hintere Gliedmaasse durch Femur und Tibia zur grossen Zehe (Innenzehe) laufend annahm. Das Wesentliche dieser Anordnung bestand darin, dass Finger wie Zehen mit ihren Phalangenstücken sich mit den Elementen des Carpus oder Tarsus zusammen in schräge Reihen ordnen liessen, von denen eine an der Vordergliedmaasse noch die Ulna und an der Hintergliedmaasse die Fibula mit begriff. Diese Reihen entsprechen offenbar Radien die wie jene des Archipterygiums an einem Gliedmaassenstamm (der Stammreihe) befestigt sind. Alle die einzelnen Stücke, sowohl des Stammes als der Radien, durften als ursprünglich von einander wenig verschieden gelten — ähnlich wie sich das noch in der Flosse der Selachier findet, oder wie es auch bei den Ichthyosauriern zu treffen ist. Die Bildung einzelner, bald aus grösseren bald aus kleineren Stücken zusammengesetzter Abschnitte wäre dann eine secundäre Erscheinung. Mit der Anpassung der ursprünglich als Ruderorgan fungirenden Flosse an eine, durch die Ortsbewegung auf dem Boden bedingte neue Function des Organs, wird, ohne dass die primitiven Lagebeziehungen der einzelnen Theile des Gliedmaassenskelets eine wesentliche Aenderung erfahren, eine Umgestaltung durch »transversale Differenzirung« als nothwendige Folge gelten dürfen. Diese Erscheinung spricht sich darin aus, dass die quer in der Gliedmaasse bei einander liegenden Stücke in einzelnen Abschnitten sich verschieden ausbilden. Das Resultat ist die Sonderung in Oberarm, Vorderarm, Handwurzel, etc. —

Diese Ableitung des Giedmaassenskeletes höherer Wirbelthiere von einer auch den Flossen der Fische zu Grunde liegenden Bildung,

---

[1]) Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anat. der Salamandrinen. Würzburg 1875.

[2]) Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule u. d. Centrale Carpi des Menschen. Dieses Jahrbuch Bd. I pag. 172.

hat ihren Kern in der Nachweisbarkeit eines Flossenstammes und diesem lateral angefügter Strahlen (Radien), wobei die Anordnung der einzelnen Stücke des Carpus und Tarsus von grösstem Belange ward.

Meiner Darstellungsweise des Zusammenhanges der Gliedmaassenbildung höherer und niederer Wirbelthiere wurden manche andere Versuche entgegengestellt. Eine Kritik erfuhr sie durch Huxley[1]). Ich sehe diese für sehr wichtig an, da sie mich zur Verbesserung eines Fehlers leitet, der in meiner früheren Auffassung bestanden hatte, wenn ich auch nicht Allem von dem genannten Forscher Aufgeführten beistimmen kann.

Einer Vorführung meiner Auffassung knüpft Huxley folgende Bemerkung an: »Es scheint mir vor Allem, dass wenn die Axe des Archipterygium das Homologon des Metapterygium des Fisches ist, ihr distaler Abschnitt der Ulna und den ulnaren Handwurzelknochen und Fingern, nicht aber dem Radius und den radialen Handwurzelknochen und Fingern entsprechen muss; die ersteren sind die postaxialen Elemente der höheren Wirbelthiergliedmaassen, und müssen daher dem postaxialen Metapterygium entsprechen. Ausserdem lässt diese Theorie keinen Raum für Ceratodus mit seiner doppelten Reihe von Seitenstrahlen an der Gliedmaassenaxe. Es will mich bedünken, als ob mit einigem Scharfsinn die höhere Wirbelthiergliedmaasse gerade so gut auf den Ceratodustypus als auf den von Gegenbaur's Archipterygium zurückzuführen sei.« Diese Bemerkung enthält einen negativen und einen positiven Theil; der erstere betrifft meine Archipterygiumtheorie, die bestritten wird, der zweite stellt die Möglichkeit einer neuen, der meinigen entgegenzusetzenden Ableitung des Gliedmaassenskelets auf.

Was das Verhalten des Archipterygiums zu Ceratodus betrifft, so kann ich nur bedauern, dass Huxley von meiner gerade auf Grund des Befundes des Gliedmaassenskeletes bei Ceratodus weitergebildeten Form des Archipterygiums[2]) keine Notiz nehmen konnte. Er hätte gesehen wie das Archipterygium auch für Ceratodus Raum hat (vergl. oben pag. 399). Durch Ceratodus wird die biseriale Form des Archipterygiums begründet und diese Form wird durch die Selachier

---

[1]) Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsche Ausgabe. Breslau 1873. pag. 34. Der bezügliche Passus ist ein dieser Ausgabe gewordener, dem englischen Original fehlender Zusatz.

[2]) Ueber das Archipterygium. (1871.) Jen. Zeitschr. Bd. VII pag. 131.

postulirt. Die biseriale Form steht aber nicht im Widerspruche mit der uniserialen, denn die letztere erscheint nur als eine Reduction der ersteren, wie wiederum bei den Selachiern zu ersehen ist[1]). Wenn es also eine biseriale Form als primitive gibt, so muss jenen Beispielen zufolge zugegeben werden, dass die uniseriale daraus hervorgehen kann, und dass sie da, wo sie erkennbar erscheint, mit aller Wahrscheinlichkeit auch daraus hervorgegangen ist.

Hinsichtlich der von Huxley angenommenen Möglichkeit der Zurückführung der Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere auf den Ceratodustypus, also auf das biseriale Archipterygium, möchte ich Bedenken äussern. Die in diesem Falle nothwendig anzunehmende axiale Reihe, dem Stamm des Archipterygiums entsprechend, würde zwischen die Vorderarmstücke oder die beiden Stücke des Unterschenkels fallen, also dahin, wo kein Skelettheil liegt. Denn wollte man das Intermedium als ein dem Stamm des Archipterygiums zugehöriges Stück betrachten, so widerspräche dem die Thatsache, dass es nie bis zum Basale (Humerus oder Femur) reicht, selbst nicht bei Ichthyosauriern, wo die bedeutendste Kürze der Stücke jene Beziehung am Möglichsten erscheinen liesse, dass also kein thatsächlicher Grund besteht, den Stamm es in sich fortsetzen zu lassen. Ein zweiter Gegengrund liegt in der Duplicität des Centrale. Sie ist zwar (abgesehen von den Enaliosauriern) bis jetzt nur im Tarsus von Cryptobranchus erwiesen (Hyrtl, Van der Hoeven), aber dieser eine Fall ist als Hinderniss schon deshalb bedeutend genug, weil wir im Carpus und Tarsus der Amphibien zwar mancherlei Concrescenzen von Skelettheilen, aber keinerlei, etwa durch Theilungen entstandene Vermehrung der Skelettheile kennen[2]). Die Annahme, dass das einfache Centrale einen primitiven Zustand repräsentirt, das

---

[1]) l. cit. und A. Bunge.

[2]) Die von Wiedersheim (op. cit. pag. 137) erwähnte Vermehrung der Carpusstücke auf 10 in einem bei Salamandrina beobachteten Falle, kann wohl nicht hierher zählen, ebensowenig als die von demselben Forscher am Tarsus von Triton cristatus gemachte Beobachtung, die auch eine Vermehrung der Metatarsen und Phalangen betraf (pag. 149). In beiden Fällen handelt es sich um eine Anomalie, und Wiedersheim ist gewiss im Rechte wenn er auch für den ersten Fall eine Entwickelungshemmung als einzige Ursache der Erscheinung in Frage stellt. Für die Vermehrung der Finger oder Zehen unter gleichzeitiger Vermehrung der Carpus- und Tarsus-Elemente könnte auch ein atavistisches Moment die Ursache abgeben, wenn nicht eine Missbildung (Duplicitas zu Grunde liegt. Zur Feststellung des Urtheils bedarf es jedoch der Kenntniss der Anordnung der bezüglichen Skelettheile.

doppelte Centrale dagegen einen secundären, ist also schwerer begründbar, als der umgekehrte Fall. Aus diesem zwiefachen Grunde möchte ich die von Huxley aufgeworfene Möglichkeit einer directen Vergleichung des vollständigen, biserialen Archipterygium (resp. des Ceratodentypus) mit dem Gliedmaassenskelet der höheren Wirbelthiere als mit den grössten Schwierigkeiten verbunden ansehen.

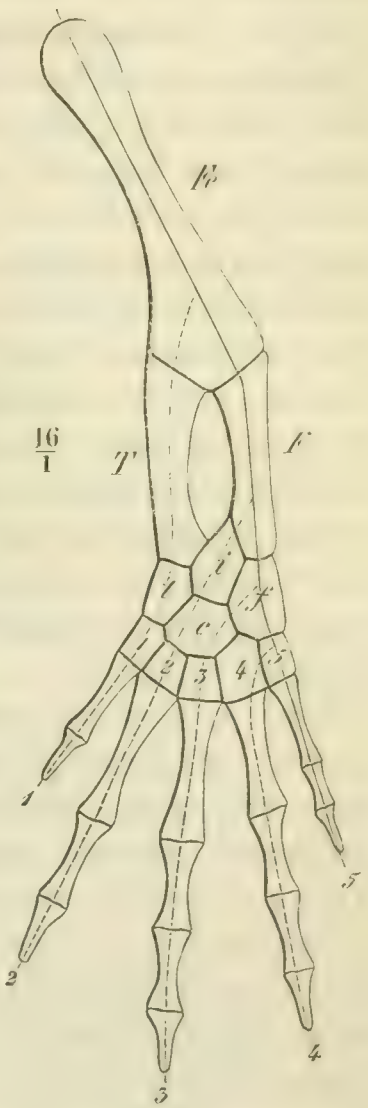
In anderer Weise erscheint der meinem Erklärungsversuche gemachte Einwurf, dass die Axe des Archipterygiums durch die Ulna (resp. Fibula) und nicht durch den Radius (resp. Tibia) laufen müsse. Es richtet sich dieser Einwurf aber nicht gegen das Fundament meiner Theorie, sondern nur gegen die Art der Anwendung derselben. Die Annahme eines Archipterygiums, aus einer Stammreihe und uniserial daran gefügten gegliederten Radien wird nicht dadurch beeinträchtigt. Nach der Art wie Huxley [1]) die Aenderung der Stellung der Gliedmaasse auffasst, ist jene Annahme durchaus geboten. Dagegen ist es nicht ausser jedem Zweifel, ob nicht auch eine andere Annahme zulässig sei, als die eine laterale Bewegung statuirende, durch welche die ursprüngliche Dorsalfläche der Gliedmaasse allmälig zur vorderen wird. Denkt man sich nämlich die Flosse aus der horizontalen in eine vertikale Lage übergehen, so wird man bei von da aus erfolgender allmäliger Vorwärtsrichtung der Gliedmaasse die frühere Dorsalfläche als ventrale erhalten, und dann wird die Axe des Archipterygiums durch den Radius (resp. Tibia) treten. Für beiderlei Annahmen liegen keine unmittelbaren Beobachtungen vor, allein ich gestehe bereitwillig, dass die Huxley'sche Annahme einen grösseren Grad der Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ich halte sie für die bessere, weil die Anordnung der Flossen (bei Selachiern) und ihre Verbindung mit dem Körper eher auf jene Lageänderung hindeutet.

Die Verhältnisse des Carpus und Tarsus der Amphibien gestatten aber das, was von Huxley als ein Grund gegen meine Theorie angenommen wird, die Stammreihe an der ulnaren (resp. fibularen) Seite anzunehmen, und so den Typus des Archipterygiums auch in dieser Modification in seinem wesentlichen Verhalten zu begründen. In ganz gleicher Weise ist das auch für die Gliedmaasse der Enaliosaurier ausführbar. In allen diesen Fällen besteht ein gegliederter Stamm (Stammreihe), von dem vier gegliederte Radien

[1]) A Manual of the Anatomy of vertebr. animals. pag. 32.

abgehen. Eine Begründung wird dieser Aenderung ausser dem von Huxley hervorgehobenen, auf die Stellung der Gliedmaasse bezüglichen Verhalten, durch einen Befund am Intermedium. Bei meiner früheren Untersuchung[1], hatte ich dieses Knorpelstück bei Salamander-Embryonen mit Dottersack für den Carpus »in unentschiedenen Beziehungen« zu Radius und Ulna dargestellt und auch für den Tarsus waren mir keine ausgesprochenen Beziehungen zu einem Knochen des Unterschenkels hervorgetreten. Dem gegenüber fand ich später an Larven bei etwas mehr differenzirtem Skelet eine unverkennbare Beziehung des Intermedium zur Ulna an der vorderen, wie zur Fibula an der hinteren Gliedmaasse, so dass ein Blick vorzüglich auf letzteres Object genügt, um die darin sich kundgebende laterale Verbindung der Radien mit einer durch die Fibula sich erstreckenden Axe des Gliedmaassenskelets erkennen zu lassen (s. Holzschnitt). Auch in den von Wiedersheim gegebenen trefflichen Figuren sind solche Verhältnisse wahrnehmbar. Das Intermedium im Tarsus von Salamandrina (Fig. 79) wie von Geotriton (Fig. 112) ist bedeutend in die Länge gestreckt und correspondirt mit der dieser Ausdehnung entsprechenden Axe der Fibula. Letzteres trifft sich bei minderer Längsentfaltung auch für das tarsale Intermedium von Salamandra atra (Fig. 117) und Triton cristatus (Fig. 114). In dem von mir vor 12 Jahren abgebildeten Tarsus eines Embryo von Sal. maculosa ist übrigens schon eine nähere Beziehung des Intermedium zur Fibula ausgedrückt. Wer die Formerscheinungen nicht für gleichgiltig ansieht, sondern sie als durch ursprünglich ausser ihnen gelegene Causalmomente entstandene, demnach als gesetzmässig bedingte beurtheilt, wird in jenem Verhalten des Intermedium Beziehungen erkennen müssen, die nur auf eine Anfügung dieses Stückes an

Fig. 1.



[1] Untersuchungen I. pag. 5.

die Fibula schliessen lassen. Kann man aber von dem Intermedium aus in distaler Richtung eine Reihe von Skelettheilen sich fortsetzend nachweisen, so kann diese sammt dem Intermedium auf einen Radius (Strahl) bezogen werden, wie ähnlich auch mit der Tibia ein solcher vom Femur beginnt. Für die Vordergliedmaasse hat ähnliches zu gelten.

Ich halte also die von mir gegebene Deutung des primitiven Gliedmaassenskeletes der höheren Wirbelthiere in ihrer Ableitung vom Flossenskelete der Selachier nicht nur für begründbar, sondern auch für begründet, und kann nur die Entgegnung als triftigen Einwand gelten lassen, welche den Nachweis liefert, dass in jenem zum grossen Theile noch bei den Amphibien vollständig existirenden primitiven Skelet kein dem von mir als Flossenstamm bezeichneter Complex erkannt werden könne, und dass die Anordnung der übrigen Stücke nicht auf diesem Stamme angefügte gegliederte Radien (Strahlen) beziehbar seien. Ein solcher Nachweis ist noch nicht geliefert worden. Hatte ich mich darin geirrt, dass ich die in das Gliedmaassenskelet der Amphibien übergehenden Radien an einer andern Seite des Stammes angefügt vorstellte, weil ich den mit Humerus oder Femur beginnenden Stamm durch die Speichen- (resp. Schienbein-) Seite der Gliedmaasse verlaufend dachte, so hat dieser Irrthum etwas relativ minder Wesentliches betroffen, denn das Wesentliche meiner Theorie lag nicht in der speciellen Vergleichung der einzelnen Stücke nicht in dem Nachweis besonderer Homologien zwischen allen einzelnen bei Fischen und Amphibien bestehenden Elementen des Gliedmaassenskelets, sondern vielmehr in der Aufstellung einer Grundform für jene mannigfachen bis dahin nicht verstandenen Skeletbildungen.

In meiner grösseren Arbeit habe ich, von der Vordergliedmaasse ausgehend, bereits dieses Wesentliche hervorgehoben, indem ich meine Ergebnisse in folgenden hier wörtlich wiedergegebenen Passus zusammenfasste[1]: »Am Skelet der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere lässt sich also im Wesentlichen die gleiche Einrichtung wie am Metapterygium der Brustflosse der Selachier erkennen. Eine Folge von Skeletstücken, von denen die proximalen stärker sind als die distalen, bildet die Stammreihe, an welchen seitlich gegliederte Radien

[1]) Untersuchungen II. pag. 166.

sitzen. Bei den Selachiern sind diese zahlreicher. Die oberen Glieder der Stammreihe, vor Allem das Basale, tragen viele Radien. Bei den Amphibien tritt von jedem Glied der Stammreihe, auch von dem aus dem Basale des Metapterygium hervorgegangenen »Humerus«, nur Ein Strahl ab, der wieder gegliedert ist, und wie die folgenden Strahlen einige seiner Glieder in plattenförmige Stücke umgewandelt zeigt, die zusammen einen besonderen Abschnitt bilden, den Carpus, von dem die Enden der Strahlen als Metacarpus und Phalangen hervorgehen.«

An dieser Darstellung habe ich auch heute, nach elf Jahren, kein Wort zu ändern, denn das was sie geben sollte, wird durch die besprochene Modification nicht berührt. Als ebenso wie der Verlauf der Stammreihen erst in zweiter Linie stehend, halte ich die Zahl der Strahlen, darin hat sich mir gleichfalls eine Modification der Auffassung aufgedrängt. Wie die Zahl schon bei den Selachiern eine ausserordentlich variable ist, sehe ich sie auch für die höheren Wirbelthiere nicht mehr in dem engen Rahmen begrenzt, wie ich das in der Aufstellung einer tetractinoten Form des Archipterygiums ausdrückte[1]. Ich musste aber schon damals anführen, dass noch Reste eines fünften Strahles bestehen. Damit entkleidete sich die Bezeichnung »tetractinot« ihrer principiellen Bedeutung, und sie drückte nur der polyactinoten Form gegenüber eine Minderzahl der Radien aus, welcher Zustand sich besser als oligactinot bezeichnen lässt. Spricht sich in einer Betonung des Mehr oder Minder auch kein strenger Gegensatz aus, so entspringt daraus gerade ein Vorzug für die Bezeichnung, da bei der Ableitbarkeit von beiderlei Zuständen von einander ein solcher Gegensatz auch nicht in aller Schärfe behauptet werden darf.

Die Zahl der Radien als eine auf die Vierzahl beschränkte aufzugeben, oder diese doch nicht als einen exclusiven für die höheren Wirbelthiere sich treffenden Befund anzusehen, veranlassen mich mehrfache Gründe. Einmal ist es das vorhin berührte Vorkommen von Resten eines anderen Radius am ulnaren oder fibularen Rande der Gliedmaasse (bei Enaliosauriern, wo dann nach der gegenwärtig zu gebenden Darstellung die Anfügung an der anderen Seite des

[1] Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Jen. Zeitschrift Bd. V pag. 447.

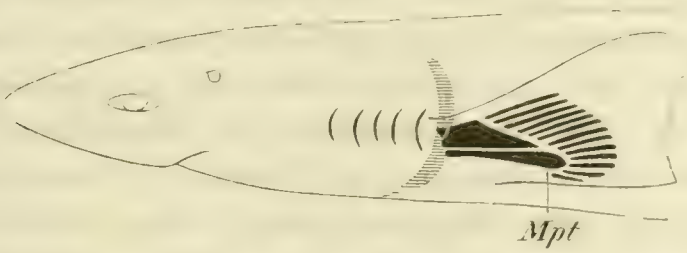
Stammes der primitiven Gliedmaassenskeletform, wieder auf ein biseriales Archipterygium verwiese. Dann würde auch der von Born bei Anuren als sechster Finger beschriebene Complex von Skelettheilen gleichfalls auf einen aber der Speichenseite der Vordergliedmaasse zukommenden, bei den Uebrigen nicht mehr zur Entwickelung gelangenden Rest eines Radius zu deuten sein. Endlich muss ich als triftigsten Grund die Möglichkeit anführen, dass auch weniger als vier Radien mit der Stammreihe dem Gliedmaassenskelet zu Grunde liegen, dann nämlich wenn sich erweisen sollte, dass das einfache Centrale carpi einen primitiven Zustand repräsentirt und nicht, wie nur durch die Vergleichung mit der Hintergliedmaasse von Cryptobranchus zu folgern ist, aus zweien untereinander verschmolzenen entstand. Dieses einfache Centrale carpi lässt nämlich die Auffassung zu, dass es zwei distale Reihen (also zwei Finger) mittels des Intermediums dem Stamm verbindet, so dass also hier innerhalb des Archipterygiums ein getheilter Strahl bestanden habe. Da eine solche Auffassungsweise nicht so einfach abzuweisen ist, kann auch auf die Fingerzahl der Gliedmaasse nicht ein solcher Werth gelegt werden, dass sie für Bestimmung der Radienzahl für alle Fälle exclusiv bedeutsam sei. Es passt aber auch eine solche Theilung eines Strahls völlig in den Rahmen des Archipterygium. Für manches speciellere Verhalten, Lageverschiebungen der Carpalia und dergl., müssen auf reicheres Material ausgedehnte Forschungen Aufklärung bringen.

Mit Vorstehendem glaube ich die Bedenken beseitigt zu haben, welche der Aufstellung einer Grundform des Skeletes für die paarigen Gliedmaassen der Wirbelthiere entgegengestellt werden konnten. Diese Grundform ist das biseriale Archipterygium. Von ihm ausgehend können einerseits alle den Fischen zukommende Einrichtungen abgeleitet werden, sowie andererseits auch die höheren Wirbelthiere ihr Gliedmaassenskelet auf diese Grundform zurückführen lassen, indem deren wesentlichste Verhältnisse, eine Stammreihe und dieser lateral angefügte Strahlen, auch noch bei den Amphibien deutlich zu erkennen sind. Dass dieses Archipterygium in beiden grossen Gruppen der gnathostomen Wirbelthiere in sehr verschiedener Weise Modificationen erleidet, entspricht der Divergenz dieser Gruppen; dass es in den am weitesten vom Ausgangszustande entfernten Abtheilungen dieser Gruppen (Teleostier — Vögel und Säugethiere) die relativ grössten Umgestaltungen zeigt, ist wieder nur der Ausfluss der naturgemässen Stellung dieser Ab-

theilungen. Aus der Mannigfaltigkeit der Modification das Einheitliche der Form zu finden, ist aber Aufgabe der vergleichenden Forschung.

Zur Erläuterung der zwei Hauptformen des Gliedmaassenskeletes der Wirbelthiere gebe ich die beiden untenstehenden Figuren (2 und 3) woran ich einige Bemerkungen knüpfen will. Fig. 2 stellt den Vordertheil des Körpers eines Selachiers dar, in welchem der Schultergürtel angedeutet ist. In die Umrisse der darangefügten Brustflosse ist deren Skelet nach dem Typus von Acanthias etwas vereinfacht eingezeichnet. Die Brustflosse ist von der ventralen Fläche gesehen. Man beachte für später die schräge Anordnung der drei Basalia am Schultergürtel. Das Metapterygium (*Mpt*) liegt medial, und hat noch einige Radien an seiner medialen

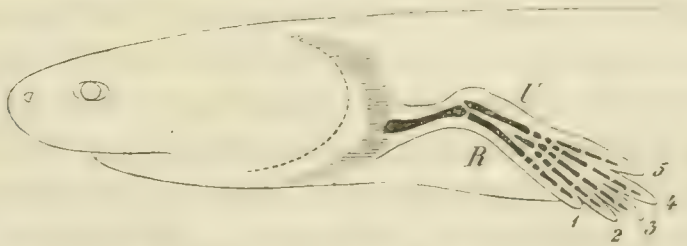
Fig. 2.



Seite. Eine Rückbildung des Pro- und Mesopterygium wird das Basale des Metapterygium als einziges Verbindungsstück der Flosse mit dem Schultergürtel erscheinen lassen, und der ganzen Gliedmaasse grössere Freiheit der Bewegung am Schultergürtel gestatten. Dass nur ein Basale, jenes des Metapterygiums existirt, ist von Scymnus bekannt.

Vergleichen wir hiermit das Gliedmaassenskelet eines Amphibium. In Fig. 3 ist eine der vorigen entsprechende Ansicht des Vordertheils eines Amphibium gegeben. An dem dorsal in Scapula, ventral in Coracoïd verlaufenden Schultergürtel sitzt die Gliedmaasse

Fig. 3.



mittelst eines einzigen Skelettheiles, des Humerus. Die Stellung der Gliedmaasse ist der Wirklichkeit entsprechend, die Dorsalfläche

ist lateral gerichtet. Es ist also hier, im Vergleiche mit der anderen Figur, die entgegengesetzte Fläche sichtbar. Das eingetragene Skelet habe ich nach dem im Allgemeinen bereits früher begründeten Verhalten schematisch gehalten, demgemäss auch fünf Finger dargestellt. Es wird gestattet sein auch für die meist nur vierfingrige Vordergliedmaasse fünf Finger als das primitive Verhalten anzunehmen. Vorderarm und Hand bilden noch einen mehr einheitlichen Abschnitt, so dass nur der Oberarm vollständiger differenzirt erscheint. Würden wir die dorsalgeschlagene Flosse der Selachier ventralwärts wenden, so dass ihre Dorsalfläche zur Ansicht käme, so wäre eine mit dem Arme der Amphibien übereinkommende Stellung erfolgt. das Metapterygium läge oben, entspräche dem Ulnarrande. Die radialwärts angefügten Radien böten dieselben Verhältnisse wie die Radien, die am Armskelete in Fig. 3 nach den Fingern 1—4 auslaufen. So dürfte bei aller Verschiedenheit, welche diese beiden von einander entfernten Typen darbieten, doch das Gemeinsame zu erkennen sein, und die höhere Form mit der niederen sich verknüpfen lassen. Für die Verschiedenheit der Stellung muss auch die bereits am Humerus begonnene Torsion als Factor gelten, sowie die Differenzirung des Ellbogengelenkes. Eine nähere Einsicht in diese Zustände wird erst von der einer richtigen Methode folgenden myologischen Untersuchung zu erwarten sein, denn die Formveränderungen des Skelets können nur im Zusammenhange mit der Muskulatur verstanden werden.

Wenn durch das Archipterygium die Frage nach dem Zusammenhange der Gliedmaassenskelete und damit der Gliedmaassen selbst einer Lösung nahe gebracht ist. so tritt uns das dritte der Eingangs aufgestellten Probleme in um so dichterer Verhüllung entgegen. Man kann sich auch hier mit dem was uns die Ontogenie bietet begnügen, auch mit noch Geringerem vorlieb nehmen: mit der bestehenden Thatsache. dass es Gliedmaassen gibt, die nach diesem oder jenem Typus gebaut seien. Hat man aber einmal das all diesen mannigfaltigen Bildungen Gemeinsame erkannt, so ist damit auch das neue Problem entstanden, jenes nämlich. dessen Gegenstand die Herkunft eben der gemeinsamen Grundform, des Archipterygium. ist. Die vergleichende Skeletlehre kann auch da zur Führerin werden. Zieht man mit dem Archipterygium auch den es tragenden Skelettheil, in seinem einfachsten Zustande ein knorpeliges Bogenstück. in Betracht. so gewinnt man damit eine neue Beziehung. und vergrössert den Umfang der Frage. Dies wird dadurch geboten, dass

keine Gliedmaasse ohne jenen Bogen — den Gliedmaassengürtel — existirt. Suchen wir nach Vergleichungsobjecten, so werden das nur solche sein können, die einen im ventralen Theile des Wirbelthierkörpers liegenden Bogen und damit in Zusammenhang lateral angefügte, also nach aussen gerichtete Skelettheile tragen. Da letztere den unteren Bogenbildungen der Wirbelsäule abgehen, können die von diesen abzuleitenden Rippen nicht in Betracht kommen. Dagegen finden wir knorpelige Bogen mit lateral gerichteten knorpeligen Stäben besetzt im Kiemenskelet der Selachier. Es sind das offenbar sehr tief begründete Einrichtungen, denn die Knorpelstücke der Kiemenbogen erhalten sich mit vielen Modificationen bei den Fischen. Wenn nun auch in den Bogen des Kiemenskelets eine Aehnlichkeit mit den Gliedmaassenbogen erkannt werden könnte, so ist durch die Kiemenstrahlen wohl nicht ohne Weiteres etwas dem Archipterygium Aehnliches gegeben. Dazu wäre erforderlich, dass die Anordnung der Kiemenstrahlen in einer dem Archipterygium gleichen Weise sich darstelle. Sie ist bei aller Mannigfaltigkeit doch meist sehr davon verschieden. Man vergleiche darüber die Beschreibung im dritten Hefte meiner Untersuchungen. Unter den vielerlei Formen und Combinationen unter denen die Radien der Kiemenbogen auftreten, bestehen jedoch einige, welche in Bezug auf das Archipterygium unser Interesse erwecken. Es sind dies erstlich getheilte Radien. Ein Radius läuft distal in mehrfache Enden aus. In andern Fällen sind einzelne Radien bedeutend vergrössert, länger und stärker, was sich als eine Weiterbildung des gewöhnlichen Verhaltens herausstellt, denn es ist Regel, dass der am Bogen die Mitte der Höhe einnehmende Strahl, oder auch mehrere da angebrachte, stärker sind, als die dem dorsalen und ventralen Ende genäherten. Am auffallendsten hatte ich diese mächtige Entfaltung der mittleren Strahlen bei Pristis und Rhynchobatus gefunden[1]. Hier besteht sogar die Einrichtung, dass der mittelste, bedeutend verlängerte Strahl an seiner Basis mit anderen Strahlen verschmolzen ist. Dieser Mittelstrahl ist dadurch functionell umgewandelt, er ist zu einer Stütze von anderen Skelettheilen geworden, die ursprünglich ihm gleich waren, wie denn jede der beiden an dem vergrösserten Mittelstrahl sitzenden Reihen continuirlich in die noch am Bogen sitzenden Radienreihen aufwärts wie abwärts sich fortsetzt. Daraus kann man

[1] Untersuchungen III. pag. 159.

ersehen wie die ganze Einrichtung sich aus einer Differenzirung der Radien ableitet. Etwas ähnliches habe ich am Gliedmaassenskelete von Haien und Rochen beschrieben[1]), wo ein marginaler Radius, der in seinem einfachsten Befunde gar nicht von seinem Nachbar zu unterscheiden ist, diese benachbarten Radien an sich inseriren lässt. Daraus war die Entstehung des Propterygium abzuleiten. So geht auch hier an dem Kiemenskelet ein Radius in eine Stützbildung anderer ihm ursprünglich ebenbürtiger Radien über. In diesem Verhalten ist also ein Radius zur Axe zweizeilig ihm angereihter Radien geworden, und darin kann schwerlich ein mit dem Typus des Archipterygiums übereinstimmender Befund verkannt werden. Es muss also zugegeben werden, dass im Kiemenskelet eine mit der Grundform der Gliedmaassen ähnliche Bildung auftreten kann. Sie ist nachgewiesen. Daraus sofort eine Homodynamie abzuleiten, wäre jedoch nicht zu billigen, denn es stehen dieser Operation noch mancherlei Hindernisse im Wege, die zuvor zu prüfen sind. Zum ersten ist der Gliedmaassenbogen ungegliedert, der Kiemenbogen in Gliedstücke getheilt, zum zweiten laufen die biserial angeordneten Radien des Kiemenbogens in dem angezogenen Falle in Reihen von solchen aus, welche dem Kiemenbogen ansitzen; zum dritten endlich besteht zwischen dem Gliedmaassengürtel und den Kiemenbogen eine solche Differenz der Lagebeziehungen zum Körper, dass eine ursprüngliche Gleichartigkeit beider nur nach der Begründung einer stattgefundenen Lageveränderung wahrscheinlich gemacht werden kann.

Was den ersten Punct betrifft, so ist die Gliederung der Kiemenbogen als eine Anpassung an die Function anzusehen, ebenso wie sie es an dem, wie ich früher begründet habe[2]), gleichfalls aus Kiemenbogen hervorgegangenen Kiefer- und Zungenbeinbogen ist. Die in dieser Gliederung sich äussernde Differenzirung ist zugleich verschieden nach der Art der Function. Sie ist aber auch ein secundärer Zustand, im Gegensatz zu einem primären, indifferenten, in welchem die Bogen noch nicht in einzelne Abschnitte getheilt sind. Ist nun der Kiemenbogen als ein ursprünglich Ganzes aufzufassen, an dem wahrscheinlich in Anpassung an differente Leistungen verschiedenartige Sonderungen auftraten, so muss die Annahme

---

[1]) Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Jen. Zeitschr. V. pag. 418 flgd.

[2]) Untersuchungen III. pag. 183 u. 205.

zugelassen werden, dass ein solcher Bogen ungegliedert bleibt, wenn die an ihn gestellten functionellen Ansprüche es erfordern. Dies ist nun hier durch die Beziehung zur Gliedmaasse gegeben, und wenn wir Schulter- und Beckengürtel der Selachier, resp. deren Bogentheile ungegliedert, oder da wo bei ersteren ein oberes Stück vom Haupttheile abgesetzt ist, in anderer Weise gegliedert treffen, als die anderen, aus Kiemenbogen hervorgegangenen oder solche noch vorstellende Bogenbildungen es sind, so wird das nur wieder im Zusammenhang mit der Function zu beurtheilen sein. Es wird daraus begreiflich, dass die Ausbildung der Gliedmaasse an dem Theile des Gürtels der sie trägt, eine Gliederung nicht zur Entfaltung kommen lässt, und wenn man sieht, dass dieser Theil bei den Selachiern sogar bedeutend verstärkt ist, so dürfte das wohl nur als eine Bestätigung dieser Auffassung gelten können. Die fehlende Gliederung des primitiven Gliedmaassengürtels kann daher nicht als Grund gegen eine Vergleichung mit einem Kiemenbogen gelten.

Der zweite Punct betrifft den Umstand, dass am Kiemenbogen ausser dem einem Archipterygium vergleichbaren Complexe noch andere Radien ansitzen. Es wird also für diese ein gänzliches Schwinden vorauszusetzen sein, wenn der nach dem Typus des Archipterygium gestaltete, wirklich einem solchen entsprechen soll. Diese Rückbildung von Radien ist für sich betrachtet keine singuläre Erscheinung, deren Annahme ein Hinderniss für jene Vergleichung abgeben könnte, denn wir finden gerade im Verhalten der Radienzahl selbst innerhalb der engeren Schranken des Flossenskeletes zahlreiche und bedeutende Differenzen. Selbst bei den Individuen einer Species estehen Verschiedenheiten, und diese treffen sich auch an den Radien der Kiemenbogen. Andererseits kann aber auch die Fortsetzung von Radien von einem dem Archipterygium ähnlichen Gebilde auf den Kiemenbogen gerade als Vermittelungsglied gelten, als ein Beleg für die Entstehung des Archipterygiums aus Radien. Damit empfinge der erwähnte Befund sogar eine sehr grosse Bedeutung. Vereinigt man damit die Thatsache, dass bei den Selachiern fast stets mehrere Stücke, und darunter solche die unzweifelhafte Radien sind, dem Gliedmaassengürtel ansitzen, dass dasselbe auch bei Ganoïden und Teleostiern besteht, wenn auch bei den letzteren meist nur durch die Basalia repräsentirt, so wird man zu dem Schlusse gelangen, dass in dieser Ueberzahl viel weniger von einem Archipterygium abgelöste und zum Gliedmaassengürtel getre-

tene, als vielmehr dem letzteren primär zukommende Radien zu sehen seien. Ich habe früher dieses Vorkommen von Radien am Gliedmaassenbogen der Selachier als etwas secundäres betrachtet, es von einem Uebertritte von Radien von der Gliedmaasse auf den Bogen abgeleitet. Jetzt möchte ich annehmen, dass das Vorkommen von Radien am Bogen einfach als primitiver Zustand zu gelten habe. Jene Annahme setzt eine Lageveränderung voraus die nicht direct beobachtet ist. Diese Auffassung dagegen stützt sich auf die Vergleichung thatsächlicher Befunde, und damit verbessere ich einen früheren Fehler. Damit wäre also die Fortsetzung von Radienreihen vom Archipterygium auf dem Bogen nicht nur kein Grund gegen die Auffassung der Genese des Archipterygium, sondern sie gibt sogar ein gutes Belegstück für sie ab.

Viel belangreicher ist der dritte Punct. Ist das Skelet der Gliedmaasse aus einer mit dem der Kiemen übereinstimmenden Bildung hervorgegangen, so werden die Kiemenbogen und die Gliedmaassengürtel homodyname Theile sein, und dem widerstrebt aufs entschiedenste die Differenz der Lage von beiderlei Theilen am Körper. Es wäre also die Triftigkeit dieser Lagedifferenz in Prüfung zu ziehen. Von dem Gewichte dieser Differenz wird abhängen, ob wir jene Theile für homodynam erklären dürfen oder nicht. Daraus kann man die Frage formuliren: Können Theile, die eine entschieden differente Lage besitzen, homodynam sein, oder ist die Differenz der Lage von vorn herein ein Grund gegen die Erklärung des Bestehens einer Homodynamie? Hierzu muss ich bemerken, dass es sich hier nicht um specielle Homologie, sondern um eine allgemeine Homologie der Reihe, also Homodynamie handelt. Gehen wir zur Beleuchtung dieser Frage von einem völlig unbestrittenen Gegenstande aus, nämlich von der Extremität der höheren Wirbelthiere. Es wird kaum Jemand beikommen die Vorderextremität, oder einen Theil derselben, nicht für ein durchaus homologes Gebilde zu halten, und ich glaube, dass die Erklärung: die Homologie des Humerus eines Schwans und einer Gans etwa, gehörte zu den schwierigst verständlichen Dingen, ja zu den grössten Problemen der vergleichenden Anatomie, Verwunderung erregen würde, ebenso wie die Behauptung, dass die Hintergliedmaassen eines Chimpansé und eines Orang gleichfalls nicht homolog wären. Und doch könnte hier der Zweifel als Ausdruck tieferer Einsicht gelten, denn diese unter einander verglichenen Theile sind entschieden in sehr differenter Lagebeziehung zum Körper der Thiere. Die Vorderglied-

maasse des Schwans ist durch eine grössere Wirbelzahl vom Kopfe geschieden als jene der Gans. Wenn bei beiden der erste Spinalnerv homolog ist, ebenso wie es der 9te oder 10te ist, wie der Zahl nach jeder andere, so empfängt der Flügel des Schwans ganz andere Nerven als jener der Gans, oder, mit anderen Worten ausgedrückt, die Vorderextremitäten beider Vögel sind mit sehr differenten Strecken der Axe des Körpers in Verbindung. Das andere Beispiel fusst auf demselben Boden. Die Hintergliedmaasse des Orang bezieht andere Spinalnerven als jene des Chimpansé, sie ist bei beiden Affen an anderen Theilen der Körperaxe angefügt. Die Uebereinstimmung der verglichenen Theile liegt also in offenem Widerstreit mit den Lagebeziehungen. Man steht damit vor der Alternative, entweder die Vergleichung aufzugeben oder nach einer Lösung jenes Widerstreites zu suchen. Letzteres ist die Aufgabe der Forschung. In dieser Beziehung sind aber nur die Anfänge gemacht, und man behilft sich noch mit der Annahme einer stattgehabten Lageveränderung [1]. Diese muss von jedem zugestanden werden der auch nur die Verwandtschaft jener kleinen Gruppen zugibt, aus denen ich obige Beispiele wählte.

Das Bestehen einer Lageveränderung ist aber auch erwiesen, und darin liegt der Anfang zur Aufhellung des Dunkels, welches diese Frage deckt. Es sind die Untersuchungen E. Rosenberg's [2] über die Wirbelsäule der Primaten, durch welche der Vorgang einer solchen Ortsveränderung der Beziehung des Beckens zur Wirbelsäule in seinen einzelnen Stadien gezeigt ward. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die in der Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule unter den Primaten, speciell beim Menschen und den anthropoïden Affen bestehenden Differenzen auf Verschiebungen des Beckens

---

[1] Man könnte hieraus folgern, dass die vergleichende Anatomie einen falschen Weg eingeschlagen habe, indem sie zuerst nach der Homologie der einzelnen Theile forschte, und das Verhalten des Theiles zum Ganzen offen liess. Das wäre nicht richtig, denn aus der Erkenntniss der einzelnen Theile entsteht erst die Frage für's Ganze. Wer die Extremitäten der Wirbelthiere z. B. für ganz differente Bildungen hält, die der Beziehungen unter sich völlig entbehrten, dem wird es auch gleichgültig sein müssen, wie sich diese heterogenen Gebilde zum Körper verhalten. Erst durch die in den Zusammenhang dieser Gebilde gewonnene Einsicht wird die Lagebeziehung Problem. Ersteres hat also letzterem vorangehen müssen.

[2] Ueber die Entwicklung in das Centrale carpi des Menschen. Dieses Jahrbuch I. pag. 83.

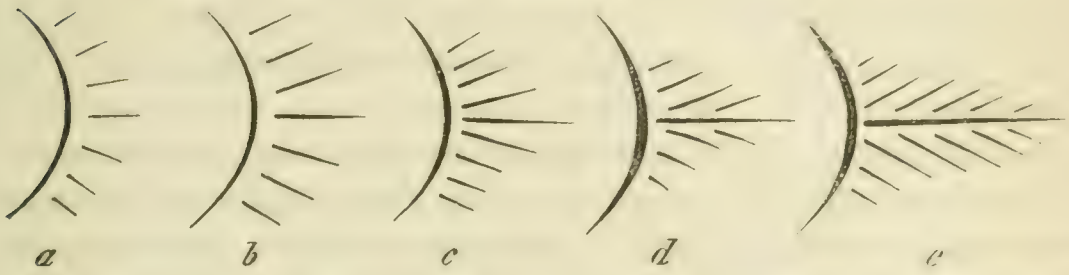
zurückzuführen sind, die theilweise sich noch während der individuellen Entwickelung vollziehen. Wir dürfen somit die Hypothese als begründet ansehen, nach welcher die Verschiedenheiten in den Lagerungsbeziehungen der Gliedmaassen zur Wirbelsäule als in den einzelnen kleineren und grösseren Abtheilungen der Wirbelthiere erworbene Zustände zu betrachten sind. In dieser Beziehung sind auch die von M. Fürbringer[1] gegebenen, die Vorderextremität sammt Muskeln und Nerven betreffenden Ausführungen von grosser Wichtigkeit, und ich erlaube mir, um nicht dort Auseinandergesetztes hier wiederholen zu müssen, auf jene Arbeit zu verweisen.

Wir halten demnach die Vordergliedmaassen der Wirbelthiere für einander homolog, obgleich sie differente Beziehungen zur Wirbelsäule (und zu Nerven) besitzen, und dasselbe hat auch für die Hintergliedmaassen Geltung. Die Vergleichung geschieht auf Grund jener Hypothese der Lageveränderung und diese Hypothese ist eine wohl gegründete. Wenn aber die Homologie der Gliedmaassen durch deren Lagedifferenz nicht beeinträchtigt wird, so ist letztere auch kein ausreichender Grund gegen die übrigens längst anerkannte Homodynamie zwischen dem vorderen und hinteren Paare, und es muss die oben in dieser Beziehung aufgeworfene Frage bejaht werden. Wie die Homodynamie zwischen den Gliedmaassen selbst aufrecht zu erhalten ist, so ist sie es für die primitiven Zustände, von denen ich ausging, auch zwischen dem Gliedmaassenskelete und dem Skelete der Kiemenbogen. Die bisher vorauszusetzende Wanderung der Gliedmaassen ist lange nicht so bedeutend als jene, welche in den Lagedifferenzen zwischen Vorder- und Hintergliedmaassen in den einzelnen Abtheilungen sich ausspricht. Für die Vordergliedmaassen ist die Verbindung ihres Gürtels mit dem Kopfe bei Ganoiden und Teleostiern noch ein unmittelbarer Hinweis auf jene primitive Beziehung, und in der Innervation einiger zum Schultergürtel tretenden Muskeln durch Kopfnerven hat sich gleichfalls noch eine Spur jenes Verhältnisses forterhalten. Die Verschiedenheit aber, die sowohl im Skelete dieser mit einander verglichenen Theile, wie in ihrem Gesammtverhalten sich ausspricht, muss von der Differenz der Function abgeleitet werden, welche beiderlei Bildungen trifft. Leitet sich das Archipterygium von einer im Kiemenskelete vorhandenen Bildung ab und darf der Gliedmaassengürtel als ein aus

[1] Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Dieses Jahrbuch I. pag. 680 u. flgd.

seinem ursprünglichen Verbande gelöster, mit inneren Kiemenbogen homodynamer Bogen betrachtet werden, so schliessen sich die gesammten Gliedmaassen der Wirbelthiere morphologisch dem Kiemenapparate, ihr Skelet dem Kiemenskelet an. Dass die Gliedmaassen der Cyclostomen fehlen, ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann, dass aber ebenso der gesammte Apparat der inneren Kiemenbogen sammt deren Derivaten fehlt, ist gewiss nicht ohne Bedeutung. In der Ontogenie der Selachier hat sich nichts hierher beziehbares mehr erhalten, vielmehr

Fig. 4.



treten die Gliedmaassen sogar als horizontale Vorsprünge auf, während sie mehr oder minder vertikal erscheinen müssten, wenn an ihnen etwas von jener Verwandtschaft ausgesprochen wäre. Es ist das für unsere Hypothese eine negative Instanz, welche darauf hinweist, dass die Sonderung des kiementragenden Bogensystems in solche, welche, locomotorische Bedeutung gewinnend, die ursprüngliche Beziehung aufgaben, und in solche die letztere beibehielten, in einer fernabliegenden Periode vor sich gegangen sein wird. Bedeutungsvoller scheint mir das was durch das Skelet bezeugt wird. Vorstehende Serie Holzschnitt Figur 4 erläutert in einigen Schemata diese Beziehungen. Ein bogenförmiger Skelettheil ist mit lateralwärts ausstrahlenden Knorpelstäbchen besetzt. In Figg. *a*, *b*, *c* ist der Typus der Kiemenbogen und Kiemenbogenstrahlen ausgedrückt, in Fig. *a* der indifferenteste Zustand. In *b* und *c* ist der Mittelstrahl mächtiger. Es trifft das für manche Haie. »Einigemal sah ich, dass ein Strahl einen zweiten an der Basis eingelenkt trug«, wie denn dem Mittelstrahl die nächsten fast unmittelbar ansitzen. In Fig. *d* ist, an diese Beziehungen des Mittelstrahls zu benachbarten anknüpfend, die Verbindung zweier Radienpaare mit dem Mittelstrahl dargestellt, Fig. *e* repräsentirt einen weiter gebildeten Zustand, der in dem Flossenskelet von Ceratodus

realisirt ist, wenn wir davon absehen, dass in der Figur noch Radien am Bogen sitzen. Der am Kiemenbogen als Mittelstrahl erscheinende Knorpelstab ist so zum Stamm geworden, an welchem biseriale Radien angeordnet sind. Wie diese Form durch die exquisit biserialen Radien dem Flossenskelet von Ceratodus nahe kommt, so greift sie auch auf den Typus der Selachier über, da hier ausser dem im Metapterygium verlaufenden Flossenstamm noch andere, Radien repräsentirende, oder aus Verschmelzung der Basalstücke von solchen hervorgegangene Knorpelstücke dem Bogen ansitzen. Dass diese das Pro- und Mesopterygium darstellenden Stücke obere, dorsal vom Metapterygium sitzende sind, lehrt ihre Anfügung an die Bogen bei den primitiveren Formen der Haie, in einer schrägen von vorne und oben, nach hinten und unten absteigenden Linie. (Vgl. Holzschnitt Fig. 2.) Wir hätten also hier in der letzt dargestellten Form einen Zustand, der rückwärts ebenso in die Befunde des Kiemenbogenskeletes führt, wie er vorwärts das Skelet der Gliedmaassen von sich ableiten lässt. Für letzteres wird es zur Grundform, und nach ihr muss ich jetzt das, was ich bisher als »Archipterygium« bezeichnete, modificiren, denn nur aus dieser Form sind die Skelete der Gliedmaassen sämmtlicher Wirbelthiere, mittelbar oder unmittelbar zu vergleichen. In dieser Beziehung wäre bei den Selachiern eine primitivere Form des Flossenskeletes als bei Ceratodus und Protopterus vorhanden.

Von jener Form des Archipterygiums sind in allen grossen Abtheilungen am Gliedmaassenskelete nur bedeutendere oder geringere Abschnitte vorhanden. Unterscheiden wir Bogenradien, solche die direct am Bogen sitzen, Stammradien, solche die vom Flossenstamme getragen werden, so sind beide Abtheilungen wieder in obere und untere zerlegbar. Bei den Selachiern und Chimären beständen obere Bogen- und Stammradien, sowie Reste unterer Stammradien. Lepidosiren und Protopterus besitzt nur untere Stammradien[1]. Obere und untere Stammradien sind bei Ceratodus vorhanden, und vorwiegend obere Stammradien bilden mit das Gliedmaassenskelet der Amphibien.

Die bis hierher geführte Vergleichung der Gliedmaassen stützt sich wesentlich auf das Skelet. Im Verhalten des Skeletes ist es, worin sich eine Aehnlichkeit, ja eine gewisse typische Uebereinstim-

[1] Vergl. darüber Bunge, Jen. Zeitschr. Bd. VIII. pag. 304.

mung zwischen sonst sehr differenten Bildungen zeigt: Diese Bedeutung der Skeletbefunde, das lange Fortbestehen derselben in ihren ausgesprochenen fundamentalen Einrichtungen, gründet sich auf die passive Natur des Skeletes. Lediglich stützende Theile erleiden bei Aenderung der speciellen Function des Organs dem sie angehören, keinen stets gleich bedeutenden Eingriff, denn eine Stütze kann nach mancherlei Richtungen noch von gleichem Werthe sein. Auch die Qualität der Gewebe ist dabei in Betracht zu nehmen. Aus diesem Conservativismus des Skelets entspringt aber auch der hohe Werth der Osteologie.

In der Vergleichung des Gliedmaassenskeletes mit dem Skelete der Kiemen habe ich fürs Allgemeine nichts Neues ausgesprochen. Etwas hierher beziehbares ist schon vor langer Zeit, freilich in vagster Form geäussert worden. Später ward von Owen[1] in der Aufstellung der »*diverging appendages*« eine solche Vergleichung behandelt. Aber Owen sieht »*diverging appendages*« auch an den Rippen Crocodile, Vögel, und knüpft daran engere Beziehungen der Gliederbogen zu Rippen, wie er denn auch Rippen und zwei dem System der primitiven Kiemenbogen zugehörige Theile, nämlich Zungenbein- und Unterkiefer in engere Verwandtschaft bringt. Ich weiche also von Owen in einem sehr principiellen Puncte ab, indem ich die Gliedmaassen sammt ihren Bogen, den Gliedmaassengürteln, für dem Rumpfskelete fremde Theile halte, und möchte auch meine Methode für eine andere ansehen, da ich bei ihr vom Einzelnen, von der genaueren Durchforschung des Detailverhaltens der Skeletstructuren den Ausgang nehme. In dem Owen'schen höchst bedeutungsvollen Werke gar nicht berücksichtigte Vertebratengruppen und damals kaum gekannte Skeletverhältnisse sind mir zu grundlegenden geworden.

Durch die dargelegte Ausführbarkeit der Vergleichung des Gliedmaassenskeletes mit dem Kiemenskelete ist aber nur eine Wegstrecke angedeutet, auf der die weitere Forschung sich zu bewegen haben wird. Es bleibt noch sehr viel zu thun bevor das Ziel erreicht ist, von dem wir, wie immer es auch schon sichtbar erscheint, noch sehr ferne sind. Es wird sich vor Allem darum handeln, den Wech-

---

[1] On the Archetype and Homologies of the vertebrate Skeleton. London 1848.

sel der Gliedmaassen in ihren Lagebeziehungen zum Rumpfskelete, und die damit verknüpften Vorgänge an Muskulatur und Nerven sorgfältigst zu prüfen. Vielleicht bringt auch die Kenntniss neuer Formen eine raschere Lösung. Bis dahin darf ich das von mir behandelte Problem noch nicht als völlig gelöst betrachten, und damit mag die Hypothese, die ich begründet zu haben glaube, einstweilen in ihr Recht treten.

Heidelberg, im Mai 1876.

Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien.

Von

Dr. R. Wiedersheim,

Prosector in Würzburg.

Mit Tafel XXIX.

Es ist das Verdienst GEGENBAUR's, auf die morphologische Stellung des von ihm so genannten Os centrale zuerst die Aufmerksamkeit der Anatomen gelenkt zu haben. Als Resultat seiner über die vier höheren Wirbelthierklassen sich erstreckenden Untersuchungen [1] stellte sich heraus, dass dieses Skeletstück einen typischen Bestandtheil jener Grundform des Carpus und Tarsus bildet, wie sie uns bei den niedersten Repräsentanten der Urodelen resp. im Larvenstadium der Salamandrinen entgegentritt. Daraus lässt sich die Bildung der Hand- und Fusswurzel höherer Thierklassen bis zum Menschen hinauf vergl. E. ROSENBERG: Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und des Os centrale carpi des Menschen. Dieses Jahrbuch I. 1) entweder auf directem oder indirectem Wege ableiten und dadurch wird ein weiterer Gesichtspunct für die phylogenetische Auffassung der genannten Abtheilungen des Wirbelthierreiches gewonnen.

Viel grössere Schwierigkeiten traten GEGENBAUR entgegen bei dem Versuch, auch nach abwärts zu den Fischen Anknüpfungspuncte

[1] Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Carpus und Tarsus.

zu erhalten und es war erst nöthig, eine richtige Deutung der anatomischen Verhältnisse des Flossenskelets anzubahnen.

Ausgehend von der, den indifferentesten Zustand darbietenden Brustflosse von Ceratodus[1], wo sich ein gefiedertes d. h. ein zwei Radienreihen besitzendes Archipterygium vorfindet, gelang es dem genannten Forscher, Reste hiervon auch noch bei manchen Haien nachzuweisen. Diese sind allerdings nur spärlich vorhanden und nehmen beim Selachiergeschlecht überhaupt mehr nur eine Ausnahmestellung ein. Bei den meisten haben sie einen vollkommenen Schwund erfahren und man kann es hier als Regel betrachten, dass der vom Metapterygium ausgehende (Radial-)Strahl die Grenze des Handskeletes am hinteren Abschnitt der Flosse darstellt, dass wir also mit anderen Worten das hier vorherrschende einzeilige Archipterygium als einen secundären, von dem zweizeiligen Typus ableitbaren Zustand anzusehen haben.

Von jener radialen Knochenreihe geht nun, wie Gegenbaur weiterhin gezeigt hat, in distaler Richtung ein System von gegliederten Strahlen ab und wegen dieses Umstandes wurde jene mit dem zutreffenden Namen »Stammreihe« belegt. Eine solche lässt sich auch mit leichter Mühe an der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere nachweisen und ist hier 1) durch den Humerus, 2 Radius, 3) Radiale carpi, 4) Carpale I, 5) Metacarpale I und 6) durch den ersten Finger gegeben. Die übrigen Knochen der Extremität (Ulnare, die übrigen Carpalia und Metacarpalia sammt Phalangen bilden die secundären Strahlen, worauf ich später noch einmal zurückkommen werde.

Welche Triumphe diese scharfsinnige Auffassung Gegenbaur's feierte, beweisen uns die Resultate einer späteren Arbeit aus der Feder des verdienten Anatomen: über das Flossenskelet der Enaliosaurier (Jen. Zeitschr. V).

Die vorher auf rein hypothetischem Wege erschlossene Doppelnatur des Centrale wird hier durch die anatomischen Verhältnisse selbst zur unumstösslichen Gewissheit erhoben, insofern sich nämlich bei diesem alten Geschlecht aus dem Lias wirklich zwei Centralia vorfinden. Zugleich erfahren wir, dass die fundamentale Anordnung der Skelettheile bei der Gliedmaasse von Ichthyosaurus aus demselben Verhalten ableitbar ist, welches der Selachierflosse zu Grunde liegt.

---

[1] Gegenbaur: Ueber das Archipterygium. Jen. Zeitschr. VIII.

Die Ergebnisse oben genannter Untersuchungen mussten natürlicherweise auch für mich den Ausgangspunct des vorliegenden Aufsatzes bilden und ich war damit bereits zum Abschluss gelangt, als ich durch einen freundlichen Wink GEGENBAUR's, wofür ich ihm zum grössten Danke verpflichtet bin, zu einer Revision meiner Arbeit bewogen wurde. Er theilte mir mit, dass sich in letzter Zeit gegen seine frühere Darstellung des Extremitätenskelets von Seiten HUXLEY's in einem, gleich näher zu bestimmenden Puncte ein Einwurf erhoben hätte und dass er überhaupt schon seit längerer Zeit mit einer Neubearbeitung dieses Capitels der vergl. Anatomie beschäftigt sei.

Die von dem genannten Forscher erhobenen Bedenken betreffen die morphologische Stellung der »Stammreihen«, welche jener zum Unterschied von GEGENBAUR nicht auf der radialen, sondern auf der u l n a r e n Seite der Extremität sucht. Der Einwurf des englischen Anatomen stützt sich auf die postaxiale Lagerung des Metapterygiums, dem nur wieder »postaxiale Elemente der höheren Wirbelthiere entsprechen können«, und diese sind nichts anderes als Ulna, die ulnaren Carpalknochen und Finger.

GEGENBAUR hat diese Thatsache, wie ich aus seinem, mir in zuvorkommendster Weise zur Einsicht überlassenen Manuscript entnehme, aufs Genaueste erwogen und konnte sich in diesem Puncte HUXLEY anschliessen. Ich gestehe, dass es mir schwer geworden ist, mich in die neue Auffassung einzuleben: ich vermochte dies erst, als ich die mir von GEGENBAUR näher bezeichneten Drehungen der Selachierflosse mit eigener Hand am Präparate ausführte. Erst dadurch gelingt es, die — ich möchte sagen, bereits in Fleisch und Blut übergegangenen früheren Ansichten über die topographischen Beziehungen der Stammreihe im Gliedmaassenskelet der niederen Wirbelthiere abzustreifen.

Die Sache hier näher zu begründen, steht mir nicht zu und ich verweise damit auf die in Aussicht stehende Arbeit GEGENBAUR's. Es genüge, wenn ich bemerke, dass ich nicht nur von der Richtigkeit der neuen Deutung vollkommen überzeugt bin, sondern dass ich gerade in den hier zur Sprache kommenden anatomischen Verhältnissen eine weitere Stütze für dieselbe liefern zu können hoffen darf. Dass aber hierdurch die B a s i s der GEGENBAUR'schen Theorie, insofern sie uns durch die Aufstellung eines Stammstrahles und daran sich reihender Secundärstrahlen überhaupt erst einen Einblick in den inneren Zusammenhang des Gliedmaassenskelets der Wirbelthiere

erschlossen hat, nicht im mindesten alterirt wird, sondern dass sie nur in anderer Weise zur Anwendung kommt, liegt auf der Hand.

Was nun die Parallelisirung der bei den obgenannten Sauriern auftretenden, einzelnen Carpalstücke mit jenen der Urodelen anbelangt, so muss ich auf die betreffende Arbeit selbst verweisen. Nur so viel sei erwähnt, dass der decamere Typus beiden gemeinschaftlich ist, was sofort in die Augen springt, wenn man dem Urodelen-Carpus den verlorenen Finger, ein weiteres Carpale anfügt und das Centrale in zwei Theile spaltet. Noch viel kleiner ist der Sprung zu dem ungleich conservativeren Tarsus der geschwänzten Amphibien, da hier die Pentadactylie beibehalten ist.

Wir begegnen somit in den Gliedmaassen der Ichthyosauren einer Form, »die zwar noch manches aus einem niederen Zustand bewahrt hat, die aber dennoch bereits alle Elemente höherer Gliedmaassenformen in sich trägt.«

Erst vor wenigen Jahren zeigte Hyrtl, dass Cryptobranchus das einzige Wirbelthier ist, dessen Tarsus ebenfalls zwei Centralia bewahrt hat. Ich werde im Laufe dieser Abhandlung darthun, dass sich diese Eigenthümlichkeit der untergegangenen Sauriergeschlechter ausserdem noch auf eine zweite japanesische und auf drei ostsibirische Salamandrinen, welche ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. Strauch in Petersburg verdanke, fortvererbt hat. Es wirft dies zugleich ein neues Licht auf die Thiergeographie insofern, als gerade die Urodelen Ost-Asiens es sind, welche die ältesten Formverhältnisse bei sich bewahrt haben. Wie sehr sich auch das Studium der Anatomie des Kopfes dieser Thiere gelohnt hat, soll eine demnächst erscheinende grössere Arbeit über den Urodelenschädel im Allgemeinen beweisen.

Ranodon sibiricus.

a. Carpus.

Der Carpus (Fig. 2) besteht aus neun Stücken, während die höchste Zahl der Carpuselemente jetzt lebender Urodelen (z. B. bei Spelerpes fuscus, vergl. meine Monographie über Sal. persp. und Geotriton fuscus. 1875) nur acht beträgt.

In Erwägung der Thatsache, dass eine Vermehrung der Carpalglieder in der Regel als ein Zeichen einer niedrigen Organisationsstufe überhaupt aufgefasst werden muss, könnte man auch versucht

sein, auf eine knorpelige Natur der Carpalia zu schliessen, wie sie uns bei den Perennibranchiaten und sämmtlichen Spelerpes-Arten entgegentritt. Dem ist nun aber nicht so; sämmtliche Theile sind stark verkalkt und besitzen nur einen äusserst dünnen, hyalinen Knorpelsaum. Ihre dorsale und volare Fläche ist leicht convex und nur das Carpale 2 (3 nach bisheriger Auffassung) macht davon eine Ausnahme, indem es von oben her eingedrückt oder geradezu schüsselförmig vertieft erscheint. Es erinnert das an die von Gegenbaur erwähnten, dellenartigen Vertiefungen in den Tarsusstücken von Proterosaurus.

Bei der Beschreibung der specielleren Verhältnisse der Handwurzel folge ich fürs Erste der bis jetzt gültigen Auffassung des Urodelen-Carpus, wonach das Carpale 1 und der ganze erste Finger ausgeworfen sein soll. Man setze zu diesem Zweck an die Stelle der Zahlen 1—4 die Zahlen 2—5 und ändere dem entsprechend die Zahl der Metacarpen. Metacarpus II und III stösst dann an das Carpale 3, von dem vierten und fünften Metacarpus besitzt jeder sein eigenes Carpale. Das zweite Carpale liegt mit dem Radiale am inneren, das mächtige Ulnare, wie überall, am äusseren Rande der Handwurzel. Zwischen den beiden letzgenannten Knochen liegt nun nicht, wie bei allen anderen geschwänzten Amphibien ein einziger Knochen, das Intermedium, sondern zwei, wovon der eine eine proximale der andere eine distale Stellung einnimmt. Ersterer ist das Intermedium, letzterer das Centrale 1.

Radiale, Centrale 1 und Intermedium ruhen in proximaler Richtung auf der ulnarwärts stark abfallenden Gelenkfläche des Radius. Das Centrale 1 stösst ausserdem noch an das Carpale 4 und nach vorne und einwärts an das ziemlich ähnlich gestaltete Centrale 2. Letzteres berührt noch sämmtliche Carpalia und das Radiale, stimmt somit in seiner Lage mit dem einfachen Centrale der übrigen Urodelen ungefähr überein.

Auf den ersten Blick sieht man, dass es sich bei Ranodon um keine Querlagerung der Carpuselemente handelt, dass diese vielmehr in drei Parallelreihen angeordnet sind, welche in schräger Richtung von aussen und hinten nach vorne und einwärts ziehen und somit mit der Axe des Vorderarmes einen nach der radialen Seite zu weit offenen Winkel erzeugen, oder anders ausgedrückt in der Axenverlängerung der Ulna Fibula liegen. Dass dieser Umstand jedoch nicht wohl, wie man glauben könnte, zu Gunsten

des Huxley'schen Ulnarstrahles aufzufassen ist, soll später klar werden.

Erwähnenswerth ist vielleicht noch eine, den inneren Rand der distalen Radiushälfte einnehmende, messerartig zugeschärfte, wie gesägt aussehende Knochenlamelle, deren physiologischer Zweck mir unbekannt geblieben ist. Sollte es sich vielleicht um einen Haltapparat für das Weibchen handeln? Ich kann hierüber nicht entscheiden, da mir nur ein einziges Exemplar (Männchen) zur Verfügung stand.

b. Tarsus.

Obgleich es sich um eine beträchtliche Vermehrung der Gelenkstücke handelt, so lässt sich doch auch der beim Carpus geschilderte Grundplan hier nachweisen, ja er erstreckt sich, wie ich der Kürze halber gleich hinzufügen will, auch auf die Hand- und Fusswurzelbildung von Salamandrella Keys. und Isodactylium Wosness. Fig. 4. 5, 6. Das befremdet um so weniger, als alle drei Arten auch in Beziehung auf den Schädelbau nur äusserst geringe Differenzen zeigen.

Auch im Tarsus von Ranodon Fig. 3 finden sich zwei Centralia, die starke Vermehrung der Tarsalia ist aber ausserdem durch eine Anzahl kleiner Stückchen am fibularen Fussrand bedingt, worauf ich später zurückkomme. Will man nun bei Aufrechthaltung der bis jetzt gebräuchlichen Bezeichnungen der Elemente des Carpus, letztere mit jenen des Tarsus homologisiren, so ergeben sich total gestörte topographische Beziehungen der Centralia, wie man bei Betrachtung der Figuren 2 und 3 erkennen wird. Fasst man diesen Umstand genau ins Auge, erwägt man also, dass das Tarsale 4 genau dieselben Beziehungen zum Centrale 1 hat, wie dies beim Carpus von Seiten des Carpale 5 der Fall ist, denkt man sich ferner die auf der fibularen Seite des Tarsus liegenden Stückchen 5, 6 und · entfernt, so hat man bis ins Einzelne die getreueste Copie des Carpus.

Dieses Alles richtig erwogen, kann ich mich nur schwer mit dem Gedanken vertraut machen, dass es, wie bei den Anuren, so auch bei den Urodelen der erste Finger sei, der verloren gegangen sein soll.

Ich bin mir wohl bewusst, eine vollständige Beweisführung für die Richtigkeit meiner Annahme hiermit nicht geliefert zu

haben; diese ist überhaupt nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte möglich, aber — kann ich meinerseits wiederum fragen — wer hat je auf ontogenetischem Weg an der Urodelenhand den Ausfall des Carpale 1 thatsächlich nachgewiesen? So viel ich weiss, ist dies bis dato noch von keiner Seite geschehen und ist vielmehr immer nur aus dem Anuren-Carpus erschlossen worden. Wie weit aber die geschwänzten und ungeschwänzten Batrachier gerade in den morphologisch fundamentalsten Puncten auseinander gehen, ist bekannt und dass wir mit der klaren Deutung der Hand- und Fusswurzelbildungen dieser Thiere speciell noch nicht im Reinen sind, beweist die kürzlich erschienene interessante Arbeit Born's über die sechste Zehe der Anuren (Dieses Jahrbuch I. 3). Ich bin daher der Ansicht, dass man hier nicht ohne Weiteres parallelisiren darf und zum Mindesten die Möglichkeit offen halten muss, dass der Entwicklungsmodus den von mir angedeuteten Weg eingeschlagen hat. Weiter zu meinen Gunsten spricht überdies der Umstand, dass während eine Reduction an der radialen Seite der Urodelen, wie oben bemerkt, bis jetzt nirgends nachgewiesen werden konnte, eine solche an der ulnaren Seite keineswegs zu den Seltenheiten gehört. Dies beweisen vor Allem die Enaliosaurier sowie der Tarsus von Salamandrella Keys. und Isodactylium Wosness. und wie ich schon früher (l. c.) bewiesen habe, auch jener von Salamandrina perspicillata und Batrachoseps attenuatus.

Ja es wird diese Metamorphose der pentadactylen Form in die tetradactyle durch den Tarsus von Ranodon und wie ich gleich hinzufügen kann, noch mehr durch denjenigen von Isodactylium Wosness. fast zur unumstösslichen Gewissheit erhoben. Was hindert, den hier so klar vor Augen liegenden Modus des Schwindens eines fünften Fingers auch auf die vordere Extremität aller übrigen Urodelen auszudehnen?

Betrachten wir uns die Verhältnisse dieser Thiere etwas genauer, so spricht für den allmäligen Schwund des Tarsale 5 von Ranodon seine bedeutende Reduction gegenüber den übrigen Tarsalia (Fig. 3); dazu kommt die sehr zierliche Entwicklung der fünften Zehe. Was hier aber nur angebahnt ist, findet sich bei Salamandrella Keys. und Isodactylium Wosness. zum grössten Theil vollendet. Das heisst, hier ist der Schwund der fünften Zehe wirklich eingetreten (Fig. 5). Dem entsprechend hat das Tarsale 5 noch eine weitere Rückbildung als bei Ranodon erfahren, indem es einen vollkommen hyalinen Character angenommen hat.

Es verkalkt nie mehr und liegt zwischen Fibulare und Tarsale 1 so eingekeilt, dass über seine morphologische Deutung kein Zweifel existiren kann. Der Unterschied zwischen den Carpal- und Tarsalknöchelchen von Salamandrella Keys. und denjenigen von Ranodon liegt also, wie aus Allem hervorgeht, nicht in ihrer Gruppirung und ihrem morphologischen Werth, sondern einfach in ihrer Zahl, und wenn wir anders diesen mehr nebensächlichen Umstand mit in Betracht ziehen wollen, in ihrer viel schwächeren Verkalkung und dem Knorpeligbleiben des Radiale, Tibiale, Carpale und Tarsale 1 und Tarsale 5. Auch der im Allgemeinen mit Ranodon und den beiden andern sibirischen Arten übereinstimmende Tarsus von Salamandra nebulosa (Japan) ist nur einer beschränkten Verknöcherung unterworfen, welche das Tarsale 2, 3, 4 und das Intermedium betrifft. Sehr auffallend war es mir, dass die mit Salamandra nebulosa in ihrem Schädelbau fast durchweg übereinstimmende Salamandra naevia gerade in einem so fundamentalen Punct, wie die Doppelnatur des Centrale, von jener abweicht. Letztere besitzt nämlich die gewöhnlichen 9 Tarsuselemente, während erstere wie Cryptobranchus deren 11 aufweist. Beides waren ausgewachsene Exemplare, was aus der Beschaffenheit der Geschlechtsorgane zu ersehen war.

Der Tarsus von Isodactylium Wosness. stimmt nach Zahl und Anordnung der Theile vollkommen mit dem von Salamandrella Keys. überein, jedoch findet sich hier durchgehends jene starke Verkalkung wie bei Ranodon. Einzig und allein davon ausgeschlossen ist Tarsale 5, für welches in Anbetracht der fehlenden fünften Zehe dieselben Gesichtspuncte, wie oben, aufrecht zu erhalten sind.

Der Carpus dieses Thieres (Fig 6) ist ebenfalls stark verkalkt und zeigt eine Reduction insofern als das Intermedium und Ulnare, wie dies bekanntlich für die Mehrzahl der erwachsenen Urodelen Regel ist, zu einem sogenannten Intermedio-Ulnare zusammengeflossen sind. Die früher stattgehabte Trennung wird noch durch das auch am Carpus und Tarsus der anderen zwei Arten eingezeichnete Gefäss (Fig. 6 *G*) ausgedrückt.

Ausserdem sind noch zusammengeflossen Centrale 1 und Carpale 4, ein Vorgang, der bei Centrale 2 und Carpale 3 ebenfalls schon angebahnt ist. Bei Anwenduug leichter Gewalt lassen sich jedoch die beiden letztgenannten Knöchelchen noch trennen, man sieht aber, dass zwischen ihnen bereits jeder Knorpel resorbirt

ist. Ob man in dem Zusammenfluss des Centrale[1] mit dem Carpale[2] einen Fingerzeig für den Verbleib dieses Carpusstückes bei den übrigen Urodelen zu erblicken habe, oder ob man es, was mir in Anbetracht des langen, fast wurstförmigen Intermedium im Tarsus der Spelerpesarten fast natürlicher erscheint, als in letzterem Knochen aufgegangen betrachten darf, wage ich fürs erste nicht sicher zu entscheiden. Jedenfalls weist das Verhalten von Isodactylium Wosness. darauf hin, dass man in dieser niederen Wirbelthierklasse wohl nicht an ein einfaches Verschwinden des Centrale[2] zu denken hat, wie dies von Rosenberg (a. a. O.) für den Menschen mit Sicherheit nachgewiesen worden ist.

Es erübrigt noch, auf zwei kleine, stets knorpelig bleibende Stücke am Fibularrand des Tarsus von Ranodon hinzuweisen. Das eine davon Fig. 3, [6], findet sich auch bei Salamandra nebulosa ganz an derselben Stelle, ist jedoch hier um vieles stärker entwickelt, als dort. Es besitzt ungefähr eine dreieckige Form und liegt in dem Winkel zwischen Tarsale[5] und Fibulare. Seiner Kleinheit wegen wird es leicht übersehen und man muss deshalb mit dem Ablösen der Sehnen und Muskeln an diesem Puncte sehr vorsichtig zu Werke gehen. Durch Hinzukommen dieses Theils verliert der Tarsus seine decamere Form, indem sich die Zahl der Elemente bei Beiden auf 11 erhöht. Ausserdem erreicht nur Cryptobranchus diese reiche Entfaltung der Handwurzelknochen und Hyrtl (Schediasma anatomicum. 1865) hat das elfte Stück als einen »peronealen Sesamknorpel« bezeichnet.

Ich verdanke es der grossen Liberalität Kölliker's, dass ich mich über die Anatomie der Hand- und Fusswurzel eines 75 Centim. langen Riesensalamanders durch eigene Studien unterrichten konnte.

Der durchaus hyaline Tarsus ist von Hyrtl im Grossen und Ganzen richtig abgebildet; kleine Ungenauigkeiten, die sich bei ihm eingeschlichen haben, suchte ich durch Anfertigung der Figur 7 richtig zu stellen. Im Gegensatz zu den ostsibirischen Salamandern muss hier vor Allem die Lagerung der beiden Centralia auffallen, die fast eine vollkommen quere genannt werden darf. Dem entsprechend lassen sich die Radien mit leichter Mühe einzeichnen, was bei den übrigen in Frage stehenden Urodelen nicht mehr oder nur mit Schwierigkeiten zulässig erscheint. Es hat hier, wie ein Blick auf die Figuren 2—6 zeigt, eine »Verwerfung« der Elemente stattgefunden; die beiden Centralia sind aus der Querlagerung mehr in

die Verlängerung der Fibular- resp. Ulnaraxe, also des Stammstrahles gerückt. Dadurch ist das Centrale 2 mit dem Carpale (Tarsale) 4 in unmittelbare Berührung gerathen und das Centrale 1 von dem seinem Strahl zugehörigen Carpale (Tarsale) 3 weggerückt, wodurch jener unterbrochen scheint. Auf eben dieser Lagerung beruht auch die Schwierigkeit für die Einzeichnung desjenigen Strahles, der das Intermedium, das Centrale 2 und das Carpale (Tarsale) 2 durchsetzt. Er ist durch das Centrale 1 unterbrochen und müsste um das Centrale 2 zu erreichen, zwischen Tibiale und Centrale 1 hindurchgehen. Für den radialen (tibialen) Strahl ergeben sich keine Schwierigkeiten. Er geht von den betreffenden Vorderarmknochen durch das Radiale und das Carpale 1, und beim Unterschenkel durch das Tibiale und Tarsale 1.

Wenn wir die Lagerung der Centralia von Cryptobranchus einerseits mit derjenigen der Enaliosaurier, andererseits mit der von Ranodon, Salamandrella Isodactylium und Salam. nebulosa vergleichen, so weist jene auf eine phyletisch ältere Stellung des Riesensalamanders hin, als wir sie den letztgenannten Arten, wo schon eine Umlagerung der Theile (vielleicht in Folge der Anpassung an das Landleben) stattgefunden hat, zuerkennen können.

Gerade dieser Umstand, welcher die Lagerung der Carpal- und Tarsalelemente in der Verlängerung der Ulnar- (Fibular-)Axe (vergl. oben) als etwas secundär Erworbenes erscheinen lässt, macht, wie ich glaube, die Verwerthung derselben im Sinne des Huxley-schen ulnaren Stammstrahles illusorisch, wenn auch immerhin betont werden muss, dass Carpus und Tarsus in proximaler Richtung einen weit stärkeren Stützpunct in der Ulna haben als im Radius.

Doch kehren wir nach dieser Abschweifung zu den am fibularen Rand gelegenen Tarsalstücken zurück. Ausser dem obgenannten hyalinen Partikelchen findet sich ein zweites in dem Winkel zwischen Fibulare und Fibula (Fig. 3). Es zeigt eine ovale Form mit nach vorn ausgezogener Spitze und kommt nur Ranodon zu. Salamandra nebul. besitzt hiervon keine Spur. Nur schwer gelingt es, dies minimale Körperchen zur Anschauung zu bringen, da es in eine fibröse Membran eingeschlossen ist, welche sich zwischen dem distalen Ende der Fibula und dem Fibulare ausspannt; ja ich vermochte es nur an dem rechten Fuss zur Anschauung zu bringen, obgleich ich bei dem der anderen Seite dieselben

Vorsichtsmassregeln anwandte, die fibröse Membran sogar in toto ausschnitt und mit schwacher Aetzkalilösung aufhellte.

Da ich trotz alledem nichts zu entdecken vermochte, so kann ich nicht annehmen, dass ich es übersehen hätte und ich möchte vielmehr die positive Behauptung aussprechen, dass es linkerseits überhaupt nicht vorhanden war.

Ganz abgesehen von seiner verschwindenden Kleinheit und seiner knorpeligen Beschaffenheit liegt schon in dieser Inconstanz seines Vorkommens ein Beweis für seinen rudimentären Character; letzterer muss auch für das Stückchen 6 aufrecht erhalten werden, obgleich dieses beiderseitig vertreten war.

Durch das Hinzukommen dieses zwölften Tarsaltheiles ist die höchste Zahl der Fusswurzelstücke aller jetzt lebenden Thiere[1]) der vier höheren Klassen erreicht und es erhebt sich nun die Frage, wie sind die beiden als »rudimentär« bezeichneten Stücke zu deuten?

Der Schlüssel zur Beantwortung liegt, wie ich glaube, im Tarsusbau von Plesiosaurus, wo sich bekanntlich zwei, in ihren Lagebeziehungen aufs Genaueste mit den Bildungen bei Ranodon übereinstimmende Theile am ulnaren Rand zeigen. Sie sind von Gegenbaur im Sinne eines sechsten Strahles, also nicht als Neubildungen, sondern als Anklänge an die polydactyle Selachierflosse gedeutet worden. Er war zu dieser Auffassung um so mehr berechtigt, als er nach aussen von der Stelle, wo der Ulnarstrahl vom Humerus abbiegt, ein drittes Stück nachzuweisen im Stande war. Bei Ranodon vermochte ich hiervon nichts zu finden.

Bei Zugrundelegung des biserialen Archipterygium von Ceratodus würde dieser Strahl als alleiniger Repräsentant jener zahlreichen bei der Flosse jenes Fisches auf der ulnaren Seite des Stammstrahles liegenden Secundärstrahlen zu deuten sein.

Eine vollkommene Ergänzung zu dem Carpus von Plesiosaurus bietet derjenige des Ichthyosaurus, wo sich die Hexadactylie

---

[1]) In meiner Arbeit über die südeuropäischen Urodelen wird man die Bemerkung finden, dass ich die unter normalen Verhältnissen in der Zahl Sieben vorhandenen Carpalia der Salamandrina perspicillata in einem Falle beiderseitig auf 10 erhöht fand. Es waren nämlich dort ebenfalls zwei Centralia vorhanden und das Intermedio-Ulnare zeigte sich in seine zwei Componenten aufgelöst!

Durch die vorliegenden Studien ist es erlaubt, diese Anklänge an den decameren Typus im Sinne des Atavismus, also als Rückschlagsbildungen aufzufassen. Aehnliches habe ich auch von Triton cristatus gezeigt.

nicht wie dort, durch Carpalstücke, sondern durch eine Reihe von Phalangen am äusseren Rand der Hand ausgesprochen findet.

Alle diese Befunde an den sibirischen und japanesischen Urodelen erregten mein Interesse in um so höherem Grade, als durch die oben erwähnte Arbeit Born's auch bei den Anuren Reste einer sechsten Zehe nachgewiesen werden konnten. Hier handelt es sich jedoch um eine Vermehrung der Secundärstrahlen auf der tibialen Seite. Die Resultate meiner Untersuchung lassen sich in folgenden Puncten zusammenfassen.

1) Das in der heutigen Wirbelthierwelt bis jetzt nirgends beobachtete, doppelte Centrale carpi hat sich auf die ostsibirischen Urodelen fortvererbt.

2) Das unter den heutigen Amphibien bis jetzt nur bei Cryptobranchus bekannte doppelte Centrale tarsi kommt noch bei 4 anderen asiatischen Urodelen vor, hat aber hier eine Lageänderung erfahren.

3) Die bei Ranodon sibiricus existirende Zahl (12) der Tarsalia ist die höchste unter den jetzt lebenden Vertretern der 4 oberen Wirbelthierklassen, was auf ein sehr hohes Alter jener Gattung schliessen lässt.

4) Die bei andern Klassen (Reptilien, Säuger) vorkommenden, früher als Sesambildungen, später richtiger als Reste eines »sechsten Strahles« gedeuteten Knöchelchen am fibularen (ulnaren) Fussrand lassen sich auch bei den geschwänzten Amphibien nachweisen (Ranodon sib., Salamandra nebulosa). Bei Ranodon lassen sie sich ihrer topographischen Beziehungen wegen mit dem Gliedmaassenskelet der Enaliosaurier in Parallele bringen.

5) Alles weist bei den sibirischen Urodelen darauf hin, dass die Reduction der Finger nicht auf der radialen, sondern auf der ulnaren Seite stattgefunden hat, dass man also nicht, wie bisher angenommen wurde, den ersten, sondern den fünften Finger als ausgeworfen betrachten darf.

Man könnte vielleicht versucht sein, die beigebrachten Thatsachen in dem Sinne eines Anschlusses jener asiatischen Thierformen an die Enaliosaurier zu verwerthen. Es wäre dies um so schöner, als derartige Bindeglieder zwischen den heute lebenden Amphibien und den ausgestorbenen Geschlechtern zu den grössten Seltenheiten gehören. Erwägt man jedoch die ungeheuere Differenz in der Gesammtorganisation von Beiden, so wird man von einem

derartigen Versuch abstehen müssen und nur von Aehnlichkeiten in den betreffenden Puncten reden können.

Ich hoffe, dies in der von mir oben in Aussicht gestellten Arbeit über den Urodelenschädel des Näheren erläutern zu können, indem ich dort den Beweis beibringen werde, dass der den jetzt lebenden Urodelen zu Grunde liegende Organisationsplan in allen wesentlichen Zügen schon in der ersten Hälfte der permischen Formation (»Roth-Todt-Liegendes«) zum Ausdruck gekommen ist. Will man daher nach dem rothen Faden suchen, so wäre viel eher hier der Anfang damit zu machen, als bei den erst im nächsten Zeitalter erscheinenden Meersauriern, welche überdies gleich von ihrem ersten Auftreten an eine ganz andere Entwickelungsrichtung verfolgen.

Würzburg, im Juli 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIX.

Allgemein giltige Bezeichnungen:

t = Tibiale	r = Radiale
i = Intermedium	ui = Intermedio-Ulnare
f = Fibulare	u = Ulnare

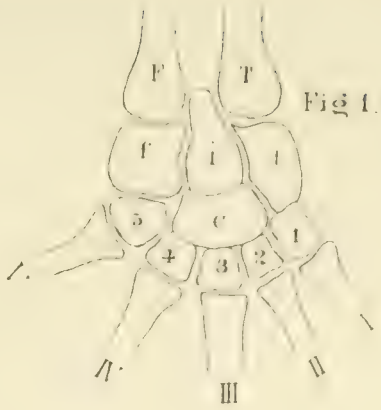
$c^1\ c^2$ = Erstes und zweites Centrale

1—6 = Erstes bis sechstes Tarsale (Carpale)

I—V = Erster bis fünfter Metatarsus (Metacarpus)

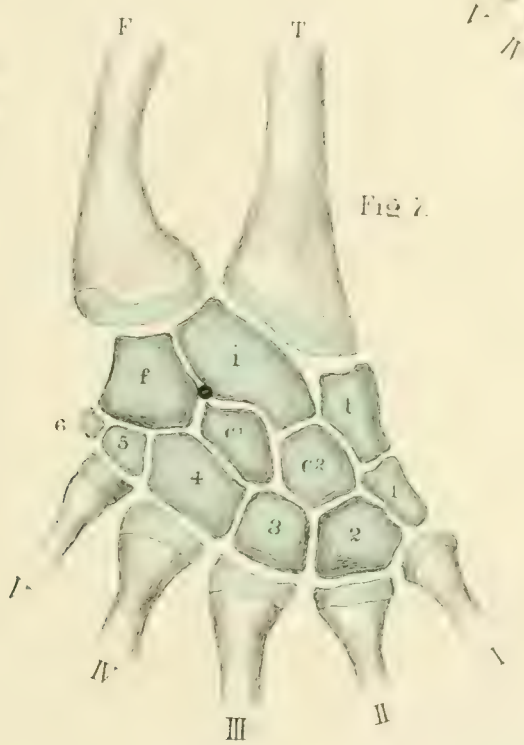
T = Tibia	R = Radius
F = Fibula	U = Ulna.

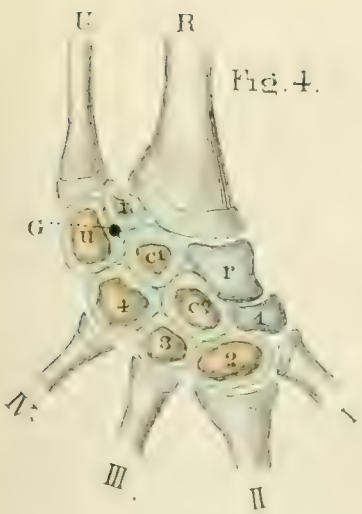
Fig. 1. Schema für die Hand- und Fusswurzel des Landsalamanders.
Fig. 2. Carpus von Ranodon sibiricus.
Fig. 3. Tarsus von Ranodon sibiricus. * und 6 sind die Theilstücke des sechsten Strahles.
Fig. 4. Carpus von Salamandrella Keyserlingii.
Fig. 5. Tarsus - - -
Fig. 6. Carpus von Salamandrella (Isodactylium) Wosnessenskyi.
Bei Figur 2—6 sind die Knochenzonen hellbraun, die knorpeligen Partieen blau gehalten. G bedeutet überall ein Blutgefäss.
Fig. 7. Tarsus von Cryptobranchus japonicus.

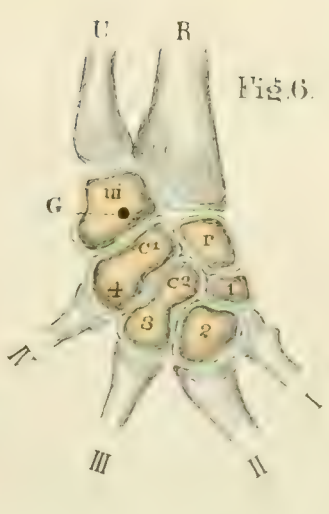

F
T
Fig 1.
f
i
t
5
c
1
4
3
2
I.
II.
III
II

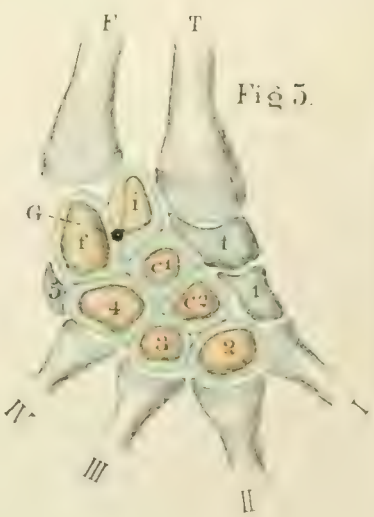
U
R
Fig 2.
i
u
G
c1
r
4
c2
1
3
2
II.
III
II

F
T
Fig 3.
G
i
t
f
c1
6
5
4
c2
1
3
2
I.
II.
III
II


F
T
Fig 7.
i
f
t
6
5
c1
c2
4
1
3
2
I.
II.
III
II


U
R
Fig. 4.
G
i
u
c1
r
4
c2
1
3
2
II.
III
II


U
R
Fig 6.
G
u
r
c1
4
c2
1
3
2
II.
III
II


F
T
Fig 5.
G
i
f
t
c1
5
4
c2
1
3
2
II.
III
II

Bemerkungen über den Canalis Fallopii.

Von

C. Gegenbaur.

In einer jüngst erschienenen mehrere Abhandlungen enthaltenden Schrift [1]) gibt uns RÜDINGER mit anderen die »Bildung der Canäle und Hohlräume im menschlichen Schläfenbein« betreffenden Angaben auch eine Darstellung der Bildung des Canalis facialis pag. 1. Wir erfahren darin dass dieser Canal anfänglich an der medialen Wand der Paukenhöhle als eine verhältnissmässig weite seichte Rinne nach abwärts zieht, dass er also nicht sogleich in seiner ganzen Ausdehnung als Canal erscheint. Die Rinne vertieft sich allmälig indem ihre Ränder sich erheben, und so entsteht an der vorderen oberen Fläche der Pars petrosa eine Knochenleiste, die zugleich als Decke über das Knie des N. facialis so herüberwächst, dass der fallopische Canal unmittelbar unter seinem Hiatus zuerst eine Vervollständigung erhält. Nach und nach erstreckt sich dieser Vorgang weiter nach abwärts. Unser Autor bezeichnet das, indem er es ausführlich beschreibt, als »Verschliessung des Canals«. Im Anschluss an die Beschreibung der den Menschen betreffenden Verhältnisse, finden auch die Säugethiere Hund, Pferd, Reh, Rind, Katze, Berücksichtigung. Nur der obere Abschnitt bis in die Gegend des ovalen Fensters stellt einen wirklichen Canal dar. Die übrige Strecke wird durch eine Rinne repräsentirt. »Bei den Säuge-

[1] Beiträge zur Anatomie des Gehörorganes, der venösen Blutbahnen der Schädelhöhle sowie der überzähligen Finger. Mit 6 Taf. München 1876.

thieren ist es ein normaler Vorgang, dass sich kein vollständiger knöcherner Canalis facialis ausbildet; der Canal bleibt auf einem niederen Entwicklungsstadium stehen, und zeigt somit ein Verhalten wie es nur im fötalen Leben des Menschen die Norm ist.«

Dieser Darstellung der Bildungsgeschichte des fallopischen Canals ist eine andere vorausgegangen, welche unserem Autor offenbar unbekannt geblieben war. Es ist das zu entschuldigen, da jene frühere Darstellung, zuerst (1872) in einer holländischen Dissertation [1]) erschien und auch da nur als Anhang einer grösseren Abhandlung über die Verknöcherung des Schädels der Teleostier. Als ein Jahr darauf die ganze Arbeit in deutscher Sprache im Niederländischen Archiv für Zoologie [2]) veröffentlicht ward, kam in der Ueberschrift nur die grössere Arbeit zur Aufführung, und jene über das Schläfenbein (22 Seiten) fand keine Erwähnung. So ist denn dieser sehr wichtige Beitrag zur Entwickelung des Schläfenbeins den Anthropotomen entgangen, wie er denn auch in den deutschen Jahresberichten keine Stelle gefunden hat. Um so mehr halte ich es für eine Pflicht, auch gegen den durch ein finsteres Geschick in der Blüthe der Jahre dahingerafften jungen Freund, jene fleissige und sorgfältige Untersuchung der unverdienten Vergessenheit zu entziehen, indem ich hier das den oben beregten Gegenstand Betreffende im Wesentlichen mittheile.

Die drei am Can. Fallopii unterschiedenen Abschnitte sind nach A. Vrolik in genetischer Beziehung von sehr differenter Bedeutung Der erstere bis zum späteren Hiatus sich erstreckende Abschnitt ist der einzige im knorpeligen Primordialcranium des Menschen bestehende. Die zweite von der knieförmigen Biegung am Hiatus beginnende Abtheilung läuft an der Fenestra ovalis vorüber, und erstreckt sich bis etwa jenseits der Fenestra. Sie ist am Primordialcranium nicht als Canal vorhanden, sondern nur durch eine Vertiefung repräsentirt, die bereits an der Aussenfläche des Petrosum verläuft. An der allmäligen Vertiefung dieser Furche (Grube) betheiligt sich schon der Knorpel ihrer Ränder, aber erst die Verknöcherung formt diesen Abschnitt zum Canal. Der dritte Abschnitt des ausgebildeten Canals ist gar nicht knorpelig präformirt, sondern entsteht erst im

[1]) Studien over de Verbeening en de Beenderen van den Schedel der Teleostei, met Aanhangsel over de Verbeening van het Slaapbeen der Zoogdieren, door J. A. Vrolik. Haarlem 1872. (Mit 5 Taf.)

[2]) Bd. I. Heft 3. Juni 1873. Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier von. Dr. J. A. Vrolik.

Laufe der Verknöcherung des Petrosum. Dagegen betheiligt sich der Processus styloïdes an der Bildung des Foramen stylomastoïdeum, oder vielmehr der Begrenzung der Endstrecke des Canals. »In der Gegend der noch knorpeligen Pars mastoïdea, ungefähr gegenüber der Fenestra ovalis biegt sich ein schmaler knorpeliger Stiel, der Anfang ? Ref.) des zweiten Kiemenbogens, nach dem knorpeligen Vorsprung zu, der später den eigentlichen Proc. mast. bildet; auf dieser Stelle macht der genannte Knorpelstiel eine rechtwinklige Biegung um zum Zungenbein zu verlaufen. Dieser zweite Theil des Knorpelstiels, der also senkrecht auf dem ersten steht, liefert den Processus styloïdeus. Der ersterwähnte Theil des Knorpelstiels ist mittelst Perichondrium mit dem zukünftigen Processus mastoideus verbunden, und bildet eine Brücke, unter der der N. facialis die Schädelhöhle verlässt; im Primordialschädel gibt es also kein eigentliches Foramen stylomastoïdeum d. h. keine Durchbrechung der Schädelwand an der Stelle wo sich später das Foramen stylomastoïdeum befindet, sondern, wie aus der vorhergehenden Beschreibung folgt, das Loch wodurch der Facialis tritt, wird von einer Umbiegung des knorpeligen Zungenbeinbogens gebildet; die eigentliche Austrittsstelle wo der N. facialis die Primordialschädelhöhle verlässt, ist am Hiatus Fallopii zu suchen.«

»Der schon oft erwähnte erste Theil des Zungenbeinbogens bleibt sehr lange knorpelig. An einem Schädel, wo das ganze Felsenbein knöchern war, wo sogar schon ein Theil der dritten Abtheilung des Fall.-Canales nämlich gegenüber der Fenestra ovalis und um den Musculus stapedius herum gebildet war, wurde das Foramen stylomastoïdeum an seinem vorderen Rande noch immer von diesem Knorpelstiel begrenzt« [1]).

[1]) Hier mag noch eine andere Berichtigung eine Stelle finden. In »Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe für Carl Ludwig zum 15. October 1874 gewidmet von seinen Schülern. Leipzig 1874,« findet sich eine Abhandlung von Prof. Dr Politzer in Wien »zur Anatomie des Gehörorgans«. Eine Abtheilung davon handelt von dem Processus styloïdes. Nach einer Darstellung seines Verhaltens nach Henle sagt der Verfasser: »Dieser Beschreibung sowohl, wie den Schilderungen in anderen anatomischen Werken ist zu entnehmen, dass der Processus styloïdeus als ein Knochenfortsatz angesehen wird, welcher an jener Stelle, wo seine umwallte Basis sichtbar ist, aus der Knochenmasse des Schläfenbeins sich bildet. In der mir zugänglichen Literatur der menschlichen Anatomie konnte ich aber nirgends eine Andeutung über den wirklichen Ursprung dieses Fortsatzes, sowie über die Endigung seines oberen Abschnittes im Schläfenbeine finden.«

Bei Säugethieren bestehen sehr differente Verhältnisse. Allgemein ist die erste Abtheilung des Canals dem Primordialcranium zugetheilt, und die beiden folgenden Abtheilungen sind secundäre Bildungen. Bei Echidna bleibt der beim Menschen vorübergehende embryonale Zustand des Canals bestehen, denn die Ausmündung des Canals entspricht der Stelle am Hiatus. Dass diese Stelle, die beim Menschen (wie bei den übrigen Säugethieren) später der Innenfläche des Schädels zugekehrt ist, hier bei Echidna an der Aussenfläche liegt, hat VROLIK mit der Entwicklung der Cochlea in sinnreichen Zusammenhang gebracht.

Die zweite Abtheilung des Canals wird bei vielen Säugethieren unvollständig gebildet, so z. B. beim Hund, der Katze, dem Kaninchen und der Ratte. Die dritte Abtheilung kommt theils durch Umwachsung von Knochengewebe, theils durch die Beziehung jener oberen Theile des knorpeligen Zungenbeinbogens zu Stande. Der mit diesen drei Abschnitten ausgestattete Canal ist übrigens keineswegs für den Menschen characteristisch, so dass da ein Gegensatz zu den Säugethieren bestände, denn VROLIK fand den vollständigen Canal nicht nur bei einem Affen sondern auch bei mehreren Nagern (Biber, Meerschweinchen und Murmelthier).

Durch den von VROLIK gelieferten Nachweis der Beziehungen des Canals zum Primordialcranium ist für die Vergleichung der das Schläfenbein constituirenden Theile, sowie sämmtlicher mit der medialen Wand der Paukenhöhle in Verbindung stehender Gebilde

»Aus den folgenden anatomischen Untersuchungen ist jedoch ersichtlich, dass der Processus styloïdeus aus einem präformirten Knorpelkörper hervorgeht, welcher nicht nur im fötalen Zustande sondern auch beim Neugeborenen als ein isolirbares Knorpelgebilde darstellbar ist, und dass das obere Ende des Processus styloïdeus nicht an der äusserlich sichtbaren Basis des Fortsatzes sich befindet, sondern bis in das Cavum tympani hinaufreicht.«

Diese vom Verfasser selbst hervorgehobenen Resultate liefern uns das nicht seltene Beispiel der Neuentdeckung längst gekannter Dinge, nur dass dieselben diesmal nicht in schwer zugänglichen Werken ihre erste Behandlung oder in selten gewordenen Büchern ihre Verbreitung fanden, wie denn heute wohl kein einziger Anatom den Griffelfortsatz für einen blossen Knochenfortsatz des Schläfenbeins hält, nachdem durch REICHERT 1836 de arcubus sic dictis branchialibus. Diss.; die bisher bezüglichen Thatsachen kund geworden und in MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Phys. 1837. pag. 120 ausführlich mitgetheilt waren. Fernere Darstellungen, um von Specialarbeiten über dieses Object nicht zu reden, fanden in KÖLLIKER's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, auch in anatomischen Lehrbüchern Eingang, z. B. in jenem von QUAIN und SHARPEY, von dem eine deutsche Bearbeitung seit 6 Jahren existirt.

ein wichtiger Fortschritt angebahnt. In dieser Hinsicht will ich nur auf einige Puncte hinweisen: Die äussere Oeffnung des den N. facialis bei niederen Wirbelthieren durchlassenden Canals ist homolog der bei den Säugethieren am Primordialcranium bestehenden Mündung, an welcher Stelle später der Hiatus erscheint. Ich hatte Anlass bereits vor mehreren Jahren dieses auszusprechen. Die vom Facialis jenseits dieser Stelle abgegebenen Zweige, müssen also bei niederen Vertebraten ausserhalb des Craniums gesucht werden. Wenn das schon von manchem der älteren Anatomen z. B. Joh. Müller, Bonsdorff geschehen, so wird der Grund für jene geänderten Lagerungsverhältnisse doch erst damit verständlich, dass der fallopische Canal der Säugethiere sehr ungleichwerthige Strecken darbietend erkannt, und in einen primären und einen secundären Abschnitt gesondert wurde. Endlich tritt auch der Musc. stapedius in klarere Beziehung, wenn seine Umschliessung von Seite des Petrosum als ein secundärer mit der Bildung des letzten Abschnittes des fallopischen Canals zusammenhängender Process erscheint.

Ein neues Compressorium.

Von

Hermann Fol,

Privatdocent in Genf.

Mit einer Figur in Holzschnitt.

Schon längst haben die Mikroskopiker den Mangel eines wirklich guten Compressoriums gefühlt. Ihren Anforderungen scheinen die bisher vorgeschlagenen Modelle nur theilweise zu entsprechen. Wozu würde sonst ein geübter Naturforscher eine Methode ausführlich beschreiben und anpreisen, welche jeder Anfänger so lange angewendet hat, bis er sich eines brauchbaren Compressoriums zu bedienen lernte? Ich brauche wohl nicht besonders darauf hinzuweisen, dass ich AUERBACH's Methode der Compression durch Capillar-Adhäsion im Sinne habe.

Ich beabsichtige keineswegs mich ausführlich über die Uebelstände der meisten Compressorien zu verbreiten. Nur kurz will ich erwähnen, dass ihre Mängel vornehmlich sich bei der Stellung der Glaslamellen und am Parallelismus derselben wahrnehmen lassen. Ein seit längerer Zeit in England gebrauchtes Instrument ist mit den angeführten Mängeln weniger behaftet als es diejenigen Instrumente sind deren man sich auf dem Festlande bedient. Die Engländer nennen es »live-box« wegen seiner Aehnlichkeit mit einer runden Schachtel. Zur Beschreibung dieses Instrumentes erwähne ich nur dass es aus zwei breiten niedrigen, vertical gestellten Cylindern besteht, welche genau ineinander passen. Der innere Cylinder trägt an seinem oberen Rande in horizontaler Lage ein rundes Objectglas, während der untere Rand in die runde Oeffnung einer

ebenfalls metallenen Platte genau eingefügt ist. Dem äusseren, auf ersterem leicht verschiebbaren, Cylinder ist an seinem oberen Theile ein rundes Deckglas angebracht.

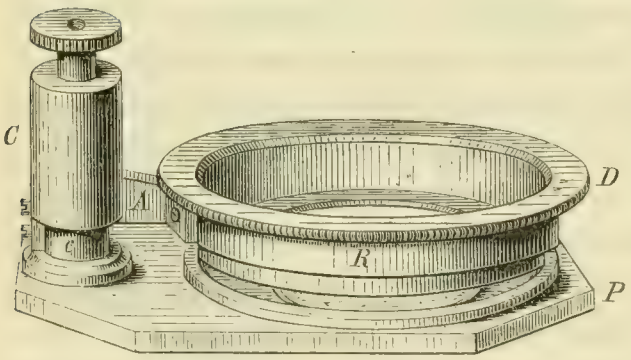
Der Gebrauch dieses Instrumentes ergibt sich aus dem Bau desselben. Wird das zu untersuchende Object in einem Flüssigkeitstropfen auf das Objectglas gebracht und mit dem, im Deckel eingefassten Deckglase bedeckt, so lässt sich vermittelst der reibenden Bewegung der Abstand beider Lamellen dermassen reguliren, dass das Object, respective das Thier durch leisen Druck fixirt oder beliebig gequetscht wird. Ein nicht geringer Vortheil dieses Instrumentes besteht darin, dass das Object in einer feuchten Kammer liegt, worin die Flüssigkeit nur sehr langsam eintrocknet; da es ferner von einer gewissen Quantität Luft umgeben ist, so können lebendige Thiere mehrere Stunden darin fortleben bis diese Luft verbraucht ist und Erstickung eintritt. Solche Compressorien benutzte Claparède, und von ihm lernte ich den Gebrauch derselben kennen. Auch liess er sich solche von grösserem Durchmesser, bis zu 2 Zoll, zur Beobachtung grösserer Thiere anfertigen.

Ich benutzte selber dieses Instrument längere Zeit und fand es, namentlich am Meeresstrande, sehr bequem und zeitersparend. Ein Nachtheil machte sich aber namentlich bei Anwendung stärkerer Vergrösserung sehr fühlbar. Das ins Compressorium gelegte Object kommt nämlich einen Centimeter und mehr über dem Mikroskoptische zu liegen; die Entfernung vom Diaphragma ist somit zu gross und macht die Anwendung von Concentrations-Apparaten bei durchfallendem Lichte rein unmöglich. Diesem Uebelstande suchte ich dadurch abzuhelfen, dass ich die Vorrichtung umkehrte. Ich liess mir ein neues Modell anfertigen, bei welchem das Objectglas in einer Fläche mit der Metallplatte liegt und von einem cylinderförmigen Ringe umgeben ist. In diesen Ring passt ein kleinerer beweglicher Cylinder genau ein: am unteren Rande des lezteren ist das Deckglas fest gekittet, während der obere Rand zum Anfassen mit den Fingern einen breiten Rand trägt. Dieses Compressorium lässt sich auch bei den stärksten Vergrösserungen anwenden: es dient ebenfalls als feuchte Kammer und besitzt alle Vortheile des früheren. Es dürfen jedoch die beiden Cylinder nicht zu eng sein, weil die Objectivlinse innerhalb des innern Cylinders eingestellt werden muss, wodurch der peripherische Theil der feuchten Kammer für die mikroskopische Beobachtung verloren geht. Man ist daher genöthigt nur solche von grösserem Durchmesser zu gebrauchen und dabei wird

ein Nachtheil, den die kleineren Compressorien schon hatten, sehr fühlbar. Die Bewegung der beiden Cylinder aufeinander kann nämlich nur unter der Bedingung regelmässig sein, dass die Höhe des Cylinders nicht weniger als das Dritttheil des Durchmessers desselben beträgt. Bei grösserem Durchmesser müssten somit beide Cylinder eine beträchtliche Höhe besitzen, ja eine solche Höhe, welche das Instrument unbrauchbar machen würde. Sonst kann es leicht vorkommen, dass das innere Stück sich schief stellt, wodurch alsdann der Parallelismus der Glasscheiben gestört wird. Ja das innere Stück kann dabei in eine so schiefe Lage gerathen, dass es sich nur mit Mühe wieder richtig stellen lässt.

Es musste daher das Compressorium so hergestellt werden, dass bei Benützung aller Vortheile, welche die zuletzt besprochenen hatten, auch deren Nachtheile beseitigt wurden. Dem Professor Thury, ehemaligem Director der hiesigen Fabrik physikalischer Instrumente. gelang es nach einigen Versuchen ein solches Instument zu verfertigen. Ich habe dasselbe nur in den Grössenverhältnissen modificirt und lasse dessen Beschreibung hier folgen.

Das untere Stück besteht aus einer durchlöcherten Metallplatte (*P*); der runden Oeffnung ist eine Glasscheibe von 4 Centim. Durchmesser eingefügt. Rings um die etwas über das Niveau der Platte erhabene Glasscheibe läuft eine kreisförmige Rinne. Behufs leichteren Drehens auf dem Mikroskoptische ist die Platte in polygonaler statt quadratischer Form geschnitten. Auf dieser Platte ist nun seitlich ein doppelter Cylinder angebracht. Der innere kleine Cylinder (*c*) ist der mehrerwähnten Platte angefügt, während der darüber befindliche, hohle (*C*) so verfertigt ist, dass er auf demselben mittelst einer Springfeder und einer Mikrometerschraube leicht auf und ab bewegt werden kann. Diese Bewegung gleicht vollkommen der »feinen Einstellung« der meisten Mikroskope.



Der obere Cylinder trägt nun mittelst eines horizontalen Arms (*A*) einen Ring (*R*), in welchen das obere Stück (*D*) des Compressorium hineinpasst. Letzterer Theil hat ganz dieselbe Gestalt wie beim vorigen Modell und trägt ebenso am unteren Rande die, als

Deckglas dienende, dünne Glasscheibe, hat aber $5^1/_2$ Centimeter im Querdurchmesser. Als Kitt zum festen Ankleben des grossen Deckglases am unteren, nach einwärts vorspringenden flachen Rande des oberen Stückes, leistete »marine Glue« die besten Dienste. Ist das Deckglas einmal ringsum festgekittet, so kann es trotz seiner Dünnheit ich gebrauche kein über 0,3 Mm. dickes Glas einen erheblichen Druck aushalten ohne zu zerspringen

Es hat dieser Apparat alle Vortheile des vorigen; das obere Stück kann durch reibende Bewegung im Ringe schnell auf und ab bewegt werden. Behufs feinerer Einstellung oder langsamer Quetschung braucht man nur zur Mikrometerschraube zu greifen. Der Parallelismus beider Glasscheiben ist vollkommen: nur muss dafür Sorge getragen werden, dass der Ring mit dem denselben tragenden Arm nicht verbogen wird. Der einzige Nachtheil dieses grossen Compressoriums besteht in seinem etwas hohen Preise. Diejenigen, welche die Fabrik physikalischer Instrumente, chemin Gourgas in Plainpalais bei Genf, verfertigt und vorräthig hält, lassen in Bezug auf Sorgfalt in der Ausführung wenig zu wünschen übrig, kosten aber 45 Francs das Stück. Dennoch fanden dieselben bei allen denjenigen Naturforschern, welche sie bei mir zu sehen Gelegenheit hatten, den grössten Beifall. Das kleinere Modell, ohne feine Einstellung, mit einem Cylinder von $4^1/_4$ Centim. Durchmesser, genügt für manche Untersuchungen, und kommt der Preis desselben blos auf 15 Francs zu stehen.

Ich selbst nehme stets ein grösseres und ein Paar kleinere Compressorien in meinem Mikroskopkasten auf die Reise mit. Eier lassen sich durch dieselben oft Tage lang beobachten, ohne dass ihre Entwicklung irgendwie gehemmt würde. Geschälte Helixeier und Limaxeier konnte ich auf diese Weise länger als vierzehn Tage hindurch studiren und ihre Entwicklung blieb unter solchen Umständen durchaus normal; nur muss man vor dem Einlegen der Eier einen Bausch zusammengerolltes und mit Wasser getränktes Fliesspapier ringsum innerhalb der Rinne, welche das Objectglas umgibt, einstellen und dafür Sorge tragen, dass dasselbe stets feucht bleibe. Zum eingehenderen Studium von lebenden Wasserthieren, namentlich von Seethieren, sind diese Compressorien geradezu als unentbehrlich zu bezeichnen, nicht blos wegen ihrer Bequemlichkeit, sondern auch wegen der Zeitersparniss. Wer an dieselben gewohnt ist, der denkt nicht mehr an Glaszellen, Wachsfüsschen, Capillaradhäsion und dergleichen, indem er ein Instrument besitzt, welches

gleichzeitig das Object bedeckt ohne es zu quetschen, vor dem Eintrocknen schützt ohne es zu ersticken, oder auch einen höchst langsamen, leicht zu controllirenden von der Verdunstung unabhängigen Druck ausübt. Mit diesen Compressorien lässt sich meist bei schiefer Lage des Mikroskopes beobachten, ein für anhaltende Beobachtungen gewiss nicht geringer Vortheil. Will man Reagentien anwenden, so schneide man sich ein kleines Loch in das Deckglas, wodurch dieselben eingeträufelt werden können ohne das Instrument zu stören und ohne dass man für die Objectivlinse die Ausdünstungen der Säuren zu befürchten hätte.

Da mir der Gebrauch dieser Instrumente ausserordentliche Vortheile gewährt, so halte ich es für meine Pflicht, dieselben meinen Commilitonen im Felde der Zoologie bekannt zu machen.

Eine Einbettungsmasse

mitgetheilt

von

Dr. E. Calberla.

Die Anregung zur Bereitung der in Folgendem beschriebenen Einbettungsmasse gab mir eine neue aus Talg und Natronalbuminat bestehende Einbettungsmasse, die zuerst von Dr. Bunge, Privatdocent der Chemie in Dorpat, dargestellt und durch Dr. E. Rosenberg, Prosector daselbst, in die mikroskopische Technik eingeführt worden ist[1]).

Ich kann die Rosenberg-Bunge'sche Masse zum Einbetten grösserer Gegenstände sehr empfehlen, allein für kleinere Objecte. Embryonen, besonders kleiner Eier, versagt sie wenigstens nach meinen Erfahrungen ihren Dienst, denn nur in den seltensten Fällen ist es möglich ein etwa $^1/_4 - ^3/_4$ Millimeter grosses Ei bis zum letzten Stück in feine Schnitte zu zerlegen und andererseits macht auch die Fixirung solcher kleinen Objecte vor dem Einschliessen fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Angeregt durch die Verwendung des Eiweisses in der Rosenberg'schen Vorschrift gelang es mir eine Einbettungsmasse herzustellen, die allen Anforderungen entspricht, und dabei sich durch die Leichtigkeit ihrer Bereitung vortheilhaft auszeichnet.

»Von einigen Hühnereiern trennt man den Dotter vom Eiweiss,

---

[1]) Eine eingehendere Mittheilung über die Anfertigung dieser Masse steht von Seiten Rosenberg's in Aussicht. Eine ungenaue Beschreibung der Darstellung dieser Einbettungsmasse ist von Herrn Dr. Bresgen in Virchow's Archiv f. path. Anatomie. Jahrgang 1875. Fünfundzwanzigster Band pag. 6 gegeben worden.

entfernt die Chalazen und zerschneidet das Eiweiss mit einer Scheere. Letzteres wird dann zu 15 Theilen mit 1 Theil einer 10 % kohlensauren Natronlösung versetzt[1] und hierauf lebhaft geschüttelt. Dieser Lösung von Natronalbuminat fügt man die zu dem Eiweiss gehörige Dottermasse hinzu und schüttelt alles intensiv durch einander. Nun giesst man alles in ein tiefes Gefäss, lässt es einen Augenblick absetzen und schöpft dann mit einem Papierstreifen den Schaum inclusive der oben aufschwimmenden Dotterhautfetzen ab; grössere Stücke von letzteren entfernt man mit der Pincette. Die Masse ist nun fertig.

Behufs der Einschliessung verfährt man mit den Objecten in folgender Weise: Das einzuschliessende Object wird aus der bezüglichen Conservirungsflüssigkeit in Wasser gebracht um es von ersterer Flüssigkeit zu reinigen. Hierauf d. h. nach etwa 3—10 Minuten bringt man das Object, wenn es sehr zart ist in gewöhnliches Hühnereiweiss, ist es ein grösseres Präparat, dann sofort in ein Schälchen mit der eben bereiteten Masse. Nach 5 — 20 Minuten (je nach der Dicke) ist das Object genügend mit der Eiweiss- oder Masselösung getränkt, und man kann es sofort auf einem Stück alter gehärteter Masse befestigen[2]. Gut thut man stets auf der zur Unterlage benutzten alten gehärteten Masse eine frische Schnittfläche herzustellen. Grosse Objecte kann man einfach aufstecken oder mit Nadeln in jeder möglichen Art befestigen.

Bei kleineren Objecten muss man einen anderen Befestigungsmodus einschlagen — einmal bringt man auf die frische Schnittfläche der als Unterlage dienenden gehärteten Masse einige Tropfen frisch bereiteter Masse, nach 5 Minuten ist dieselbe fast eingetrocknet und man kann nun den einzuschliessenden Gegenstand z. B. ein Ei, mit Nadeln fixiren. Ganz kleine Objecte dagegen verlangen eine complicirtere Art der Fixirung.

Zunächst fertigt man sich einige ganz feine Scheibchen von alter gehärteter Masse, wäscht den daran haftenden Alkohol in Wasser ab, trocknet sie mit Fliesspapier und tränkt dann diese Schnitte etwa 10—20 Minuten (auch länger) mit der frisch bereiteten Eiweiss-Eidottermasse. Die einzuschliessenden Objecte z. B. kleine Eier bringt man auf die in der oben angegebenen Art und Weise vor-

[1] 10 Theile calcinirte Soda auf 100 Theile Wasser.

[2] Bröcklige Objecte werden durch die Durchtränkung mit Eiweisslösung ausserordentlich schnittfähiger gemacht.

bereitete Unterlage von alter Masse, nachdem man dieselbe in der oben angegebenen Art und Weise mit der frischen Masse getränkt hat. Hier ordnet man die Objecte in der gewünschten Lage an und überdeckt sie vorsichtig, damit keine Luftblasen darunter bleiben mit einem in frischer Masse getränkten Scheibchen alter Masse. Das ganz durchsichtige Scheibchen wird mit Nadeln fixirt; man kann so die Lage der Objecte sehr gut controliren und etwaige Lageveränderungen leicht beseitigen. Sehr zarte Objecte kann man auch zwischen 2 Scheibchen alter Masse, die mit frischer Eidotter-Eiweissmasse getränkt waren, einlegen und dann in jeder beliebigen Richtung auf der Unterlage fixiren. Diese Methode ist besonders behufs Anfertigung von Sagittalschnitten von Embryonen empfehlenswerth.

Beim Härten verbindet sich die mit frischer Masse getränkte alte Masse so gut mit der neuen, dass man auf Durchschnitten kaum ihre Grenzen bemerken kann. Nun bringt man die Unterlage mit dem Object in ein Papierkästchen, notirt sich aussen an letzterem die Lage des Objectes und giesst soviel von der flüssigen Masse auf das Object, dass dieses mindestens mit $1^1/_2 - 2$ Centimeter Flüssigkeitsschicht bedeckt ist. Das Papierkästchen bringt man in eine Schaale mit Alkohol von 75—80 %, der etwa die Kästchen zur Hälfte der Höhe, oder etwas mehr bespülen muss. Das ganze Gefäss wird auf ein Wasserbad gesetzt dessen Temperatur so regulirt wird, dass der Spiritus in der Schaale nicht zum eigentlichen Kochen kommt. Ueber die Schaale deckt man einen Trichter damit die Kästchen in einer wahren Alkoholatmosphäre sich befinden. Nachdem die Objecte sich etwa $^1/_2 - ^3/_4$ Stunde in dem heissen Alkohol befunden haben, bringt man dieselben in kalten Spiritus, zieht die Nadeln heraus und schneidet alles überflüssige Papier ab. Die Masse muss, wenn sie aus dem heissen Alkohol genommen wird, Gummiconsistenz haben. Die gehärtete Masse bringt man hierauf in Alkohol von 85—90 %, nach 24 Stunden wird letzterer gewechselt. In 2 mal 24 Stunden ist die Masse schnittfähig.

Weiteres Wechseln des Alkohols macht die Masse zu hart, nur bei sehr harten Objecten, z. B. solchen die Chitinschichten etc. enthalten, ist es zweckmässig die Masse durch 3—4 maliges Wechseln des Alkohols stärker zu härten. Auch ein 3—4 maliges Wechseln des Alkohols während der ersten 24 Stunden macht die Masse schneller schnittfähig. Je länger übrigens die Masse nach 2 mal

21 Stunden noch in demselben Alkohol liegen bleibt, um so besser lässt sie sich schneiden. Das Schneiden geschieht stets mit einem mit Alkohol befeuchteten Messer. Durch Zusatz von einigen Stücken Kampher oder Thymol kann man die flüssige Masse einige Tage unverändert aufbewahren. Nie habe ich einen nachtheiligen Einfluss der Temperatur von 70—75° C. auf die Objecte bemerkt.

Hat man Objecte einzuschliessen, die grosse Höhlungen im Innern enthalten, so kann man mit Vortheil diese Höhlungen vor dem Einbetten mit flüssiger Masse mittelst Einstich anfüllen. Wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht hat diese Einschliessungsmasse, bei leichter Bereitungsweise besonders für embryologische Untersuchungen und solche die Schnittserien nothwendig machen, dadurch dass man im Stande ist selbst die kleinsten Objecte in der gewünschten Lage zu fixiren und sie bis zu Ende in Schnitte zu zerlegen, bedeutende Vorzüge vor der Rosenberg'schen und anderen Einschliessungsmassen.

Heidelberg, im August 1876.

Die fossilen Wirbel.

Morphologische Studien

von

C. Hasse.

Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.

Mit Tafel XXX u. XXXI.

Vorrede.

Der Gedanke, der diesen Untersuchungen zu Grunde liegt, trotz der Versteinerung die Gewebe, die die Wirbel der fossilen Fische, Amphibien und Reptilien während des Lebens zusammensetzten selbst in ihren leicht vergänglichen Elementen nachzuweisen und eventuell aus der Vertheilung derselben und ihrer Anordnung sichere Schlüsse auf die Stammesgeschichte und die Verwandtschaftsverhältnisse der Träger zu machen, musste sich dem vergleichenden Anatomen um so mehr aufdrängen, als die Untersuchungen über den Bau der Wirbel lebender Formen in den Händen namentlich GEGENBAUR's zu ausserordentlich wichtigen Resultaten mit Bezug auf die Stammesgeschichte geführt haben. Derselbe wurde genährt durch die Erwägung, dass wenigstens dem äusseren Anblick nach zu urtheilen selbst Wirbel von Knorpelfischen im fossilen Zustande gut erhalten gefunden werden, und dass diese Thierklasse, wie die der Ganoiden, Dipnoi und Amphibien für die Stammesgeschichte der übrigen Wirbelthiere und der Fortbildung der Organsysteme derselben von der grössten Wichtigkeit ist. Dabei war besonders auch der Umstand ermuthigend, dass für die Bestimmung der Plagiostomen z. B. im

Wesentlichen nur die Zähne und Hautstacheln verwandt wurden, während von Seiten der Palaeontologen den morphologisch so ausserordentlich interessanten Wirbeln im Allgemeinen nur ein untergeordneter Werth beigelegt worden ist. Es ist das vollkommen erklärlich. Makroskopisch bieten die Wirbel fossiler Plagiostomen, mit Ausnahme der zur Familie Lamna gehörigen, keine irgendwie hervorragenden Merkmale dar, und wenn hier und da Untersuchungen über die inneren Structurverhältnisse angestellt wurden, so berührten dieselben doch nur die Aussengrenzen des Gebietes, weil sie nicht auf der Betrachtung der Structurverhältnisse der entsprechenden lebenden Gewebe basirten. Die ausgedehnten und werthvollen Untersuchungen Kölliker's [1], welche lehren, dass der feinere Bau der Wirbel der einzelnen Familien der Plagiostomen, ja sogar der einzelnen Individuen, sowie die von Gegenbaur [2], welche dasselbe von den übrigen Fischklassen weiter ausführen, sind nach dieser Richtung hin nicht verwerthet worden. Damit mag es wohl zusammenhängen, dass eine nicht geringe Zahl von in den paläontologischen Sammlungen aufbewahrten Ueberresten fossiler Fische, soweit dieselben nicht in Zähnen und Stacheln bestehen, unrichtig oder theilweise gar nicht bestimmt sind, theilweise aber auch Familiennamen tragen, die keinen Schluss auf einen etwaigen Zusammenhang mit jetzt lebenden oder ausgestorbenen Formen gestatten. Wie die Wirbel, so sind auch die Placoidschuppen nicht genügend untersucht und doch ist es bei lebenden Fischen selbst aus Fragmenten möglich sichere Schlüsse auf den Träger zu machen.

Bestätigte sich nun meine Hoffnung, dass sogar die Wirbel der Plagiostomen, deren Grundbestandtheil Knorpel in seinen verschiedenen Modificationen ist, dieselben im fossilen Zustande mehr oder minder erhalten oder in bestimmbarer Weise modificirt zeigen möchten, so war damit die Möglichkeit der genaueren Bestimmung der ausgestorbenen Familien und Individuen gegeben und nicht das allein, es war damit auch einiges Licht auf die Entstehung oder besser gesagt Abstammung und auf die Verwandtschaftsverhältnisse der

[1] Ueber die Beziehungen der Chorda zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische. Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft Würzburg. Bd. X. 1860.

Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Abhandlungen der Senkenbergischen Gesellschaft. Bd. V.

[2] Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift Bd. III.

jetzt lebenden Thiere geworfen. Ganz dasselbe musste auch für die verschiedenen Familien ausgestorbener Amphibien, namentlich aber für die Enaliosaurier gelten.

Diese Reptilien repräsentiren ja einen höchst eigenartigen Typus, der in der jetzt lebenden Thierwelt keine Repräsentanten besitzt; allein suchen wir mittelst unserer heutigen Kenntnisse die Frage zu beantworten, wo liegt denn die gemeinsame Wurzel dieser ausgestorbenen Saurier und der jetzt lebenden, und in welchen verwandtschaftlichen Beziehungen stehen die Hauptrepräsentanten Ichthyosaurus, Nothosaurus und Plesiosaurus zu einander, so fehlt auf diese Frage die Antwort, so hochwichtige Resultate auch die morphologische Betrachtung der einzelnen Skelettheile geliefert hat.

Auch für die Lösung dieser Fragen war in dem Augenblicke gegründete Hoffnung vorhanden, wo sich die für den Aufbau des Wirbels wesentlichen und in der Entwicklungsgeschichte desselben die Hauptrolle spielenden Bestandtheile gesondert nachweisen liessen. Jedenfalls war es wohl des Versuches werth, die histiologische Untersuchungsmethode in ausgedehnterer Weise als bisher in der Paläontologie anzuwenden und mittelst derselben, wie das bei der vergleichenden Betrachtung des Baues und der Entwicklungsgeschichteder lebenden Thiere in so vielen Fällen gelungen, die wichtigen Fragen des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der ausgestorbenen und der lebenden niederen Wirbelthiere zu lösen.

Der Versuch ist glaube ich nicht als misslungen zu betrachten, und ich hoffe, dass der den Untersuchungen zu Grunde liegende Gedanke sich als fruchtbar erweisen und einen noch innigeren Zusammenhang zwischen der paläontologischen Forschung und den Resultaten der neueren, vergleichend anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen herstellen wird. Spielt das Mikroskop in der Gesteinslehre und theilweise in der Paläontologie bereits eine erhebliche Rolle, so wird der Gebrauch desselben bei der Untersuchung der Wirbel und Integumentmassen fossiler Fische, Amphibien und eines Theils der Reptilien nicht zu umgehen sein und es wird das Material an diesen Ueberresten sorgfältiger wie bisher gesammelt und gesichtet werden müssen. Selbst die kleinsten Fragmente sind unter Umständen von entscheidendem Werthe und ich würde mich glücklich schätzen, wenn diese Untersuchungen Veranlassung würden, dass das bis dahin wenig beachtete Material ausgebeutet würde oder wenn man Veranlassung fände mir dasselbe zum Zwecke ausgedehnterer Bearbeitung zur Disposition zu stellen.

So reichlich mir namentlich aus Deutschland Untersuchungsmaterial zugeflossen ist, so sehr fühle ich die Nothwendigkeit weiterer Studien, die nur durch die freundliche Beihülfe meiner Collegen aus anderen Ländern möglich sind. Ich bitte daher um Nachsicht mit dem fragmentarischen Character, den diese Arbeiten zunächst tragen müssen. Es lastet derselbe um so schwerer auf mir, weil es mein dringendster Wunsch war und ich die Verpflichtung in mir fühlte durch vollständige und umfassende Arbeiten meinen Herren Collegen Zittel, Beyrich, Römer, Fischer, v. Seebach, Meyer, Geinitz, Nordenskjöld, Fritsch, Zirkel, Troschel, Andrä, Ritter v. Hauer, Mojsiowicz, Laube sowie Herrn Maschke in Göttingen die Schuld der Dankbarkeit abzutragen, die sie mir durch die grosse Liberalität, mit der sie mir das Material ihrer Sammlungen zur Verfügung stellten, auferlegten. Möchten diese Herren sowie meine Herren Collegen v. Kölliker, Reichert, Schwalbe, Günther und Gräffe aus Triest, die mich mit Material an lebenden Formen freundlichst versorgten und denen ich mich in so hohem Maasse verbunden fühle, in diesen Studien wenigstens den guten Willen und das ernste Streben nach allseitiger Verwerthung der mir gütigst überlassenen Objecte erkennen.

Eine wesentliche Stütze in meinen Arbeiten waren meine beiden Herren Assistenten Dr. Stöhr und Dr. Born, für deren treue, aufopfernde und freundschaftliche Unterstützung ich nur Worte der Anerkennung und Dankbarkeit habe, vor Allem aber waren es die kunstfertigen Hände der Herren Voigt und Hochgesang in Göttingen, die durch Schleifen der fossilen Wirbel das Anfertigen brauchbarer mikroskopischer Präparate ermöglichten. Die aus ihrer mechanischen Werkstatt hervorgegangenen Präparate sind so vollendet und selbst die erheblichsten, theilweise in der mangelhaften Conservirung, theilweise in der Grösse der Objecte liegenden Schwierigkeiten sind in einer so bemerkenswerthen Weise überwunden, dass dem Untersucher die Arbeit in hohem Maasse erleichtert wurde. Ich erlaube mir hiermit den beiden Herren öffentlich meinen Dank und meine Anerkennung für das Geschick auszusprechen, mit dem dieselben jeder Zeit meinen Wünschen und Ideen nachgekommen sind.

Die fossilen Haie.

I.

Die fossilen Squatinae.

In der Sitzung der naturwissenschaftlichen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur theilte ich am 23. Februar d. J. die ersten Ergebnisse der Untersuchung eines mir von meinem Collegen Prof. Römer gütigst zur Verfügung gestellten Haifischwirbels aus den tertiären Schichten von Helmstädt mit. Ich benutzte denselben, um mir vor allen Dingen darüber Aufklärung zu verschaffen, in wie weit die Gewebe bei der Versteinerung erhalten, beziehungsweise modificirt seien und in wie weit sich aus den mikroskopischen Structurverhältnissen sichere Schlüsse auf die Zugehörigkeit des Trägers zu einer bestimmten Familie machen liessen. Ich liess daher demselben zunächst mehrere dem Chordacanal parallele, von der dorsalen zur ventralen Fläche gehende, also der Längsaxe des Thieres entsprechende, senkrechte Dünnschliffe entnehmen und war beim Betrachten derselben im höchsten Grade überrascht nicht allein die Chorda, sondern auch Andeutungen der Elastica interna und der knorpligen Chordascheide in ihren verkalkten Partien deutlich unterschieden anzutreffen. Die regelmässige Aufeinanderfolge horizontaler, zwischen den Wandungen des verkalkten Doppelkegels, vom Centrum bis an die Oberfläche des Wirbels sich erstreckender und unter einander paralleler Lagen von abwechselnd verkalktem Knorpel und Massen, die auf das Vorhandensein hyalinen Knorpels im Leben hinwiesen, liessen mich in Zusammenhalt mit den Bildern, die entsprechend angefertigte Längsschnitte durch die Wirbel von Squatina vulgaris darboten und auf die Köl-liker[1] zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt hat, die Meinung aussprechen, dass man es mit einer fossilen Squatina zu thun habe. Der Schluss war freilich etwas voreilig wenn auch verzeihlich und wich alsbald einer besseren Erkenntniss, als ich nach weiter ausgedehnten Untersuchungen an anderen Wirbeln so gut es ging den Resten transversale d. h. der Frontalebene parallele Schliffe entnehmen liess. Danach stellte es sich klar heraus, dass der tertiäre

[1]) l. c.

Wirbel aus Helmstädt einer Lamna angehört und werde ich in dem Abschnitt über fossile Lamnidae auf den fraglichen Wirbel, der des Interessanten viel bietet, zurückkommen.

Methode der Untersuchung.

Bevor ich mich nun zur Schilderung der fossilen Squatinawirbel wende, will ich zunächst kurz die Methode der Untersuchung schildern, die ich nicht allein bei diesen, sondern auch bei sämmtlichen übrigen Wirbeln inne gehalten habe. Diese hat mir bis dahin alle wünschenswerthen Aufschlüsse geboten, so dass ich seither keine Veranlassung gefunden habe dieselbe zu ändern.

Zunächst wurden die zusammengehörenden, in ihren äusseren Merkmalen genau übereinstimmenden Wirbel aus den gleichen Fundstätten gesondert, die in ihren makroskopischen Verhältnissen ausgeprägtesten abgebildet, die übrigen dagegen behufs Herstellung

Fig. 1.

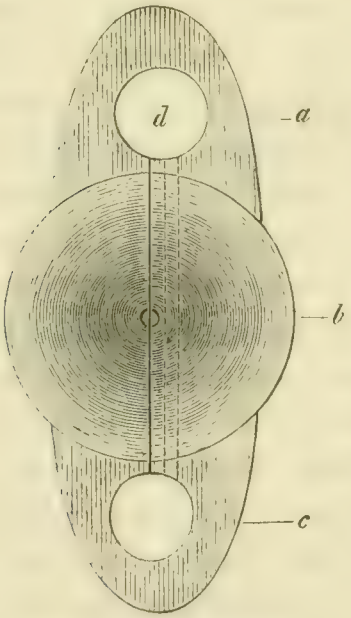


Fig. 2.

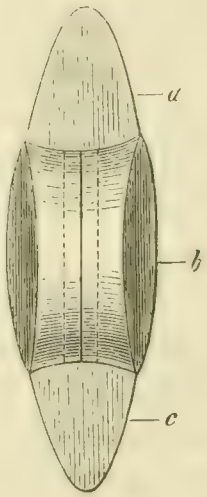


Fig. 1. Flächenansicht, Fig. 2. Seitenansicht eines Haifischwirbels.
a. Neurapophysen. *b*. Wirbelkörper. *c*. Haemapophysen. *d*. Rückenmarkscanal.

geeigneter Dünnschliffe und vollständigster Ausnutzung zunächst der Fig. 1 entsprechend dorsoventralwärts halbirt. Zeigte sich etwa die eine Wirbelhälfte in den peripheren Partien verletzt, so wurde diese zur Herstellung von Längsschliffen der Halbirungsebene parallel benutzt (siehe die punctirten Striche in Fig. 1), während die andere von der Mitte des Wirbels bis gegen die Enden hin (siehe die

ausgezogene und die punctirten Linien in Fig. 2, transversal und zwar wiederum dorsoventralwärts durchschnitten wurde. Durch Vergleichung der Längs- und Querschliffe lässt sich ein vollkommenes Bild der mikroskopischen Structur des Wirbels herstellen.

Genau in derselben Weise wurden dann die Wirbel der entsprechenden lebenden Formen geschnitten, nachdem dieselben, so weit es nöthig befunden wurde, vorher in MÜLLER'sche Flüssigkeit oder absoluten Alkohol mit einem Zusatz von concentrirter Salzsäure, der je nach der Grösse des Wirbels, dem Grade der Verkalkung, beziehungsweise Verknöcherung und der Kürze oder Länge der Zeit, innerhalb deren man die Untersuchung vorzunehmen wünscht, verschieden gross bemessen werden muss, gelegt wurden.

Waren Integumentreste vorhanden, so wurden die Elemente derselben thunlichst isolirt oder es wurden denselben senkrechte Schliffe entnommen und das Integument der lebenden Formen, nachdem dasselbe ebenfalls wenn nöthig entkalkt war in mikroskopische Schnitte zerlegt und zur Vergleichung herangezogen. So wurde namentlich bei den Plagiostomen der mikroskopische Befund allseitig sichergestellt und zur Vervollständigung der Untersuchung wurden auch die Zähne der lebenden Thiere, deren Wirbel fossil gefunden wurden, in ihren Formverhältnissen mit denen der fossilen Zähne aus den gleichen Schichten und womöglich von denselben Fundorten verglichen, eine Arbeit, die selbstverständlich durch AGASSIZ berühmtes Werk[1]) erheblich erleichtert wurde.

Vorkommen.

Die Ueberreste von Squatinae aus den früheren Erdperioden sind, soweit ich mich zu unterrichten im Stande war, verhältnissmässig wenig zahlreich, allein sie nehmen das lebhafteste Interesse in Anspruch, weil sich unter ihnen einmal nahezu vollständige Skelete finden, die gerade aus der Klasse der fossilen Plagiostomen ausserordentlich selten sind und weil sie ferner aus drei verschiedenen Perioden, dem oberen Jura, der Kreide und dem Anfange der Tertiärzeit beschrieben wurden.

Ausser einem Zahn (Squatina carinata) dessen GIEBEL[2]) aus den tertiären Schichten von Klein Spauven bei Maestricht Erwähnung

---

[1]) Recherches sur les poissons fossiles. Neuchatel 1833—43.

[2]) Fauna der Vorwelt. I. Band. Leipzig 1847.

thut, sowie einigen Zähnen (Squatina Muelleri und lobata) aus dem Pläner Böhmens, die Reuss [1] beschrieben hat, interessirt besonders der Fund des Grafen Münster [2], aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. Es handelt sich um zwei Bruchstücke von Skelettheilen, so wie um Integument. Münster fühlte sich bewogen dieselben als einer besonderen Familie zugehörig Thaumas alifer und fimbriatus zu bezeichnen und zu beschreiben, während Giebel [3]) behauptete, dass dieselben Ueberbleibsel von Meerengeln seien, einer Ansicht, der sich unter anderen auch Quenstedt und Fraas anschliessen. Letzterem Forscher [4]), welcher auch den von Agassiz beschriebenen und aus Solenhofen stammenden Asterodermus, sowie zwei der Leuchtenberg'schen Sammlung (Eichstädt) angehörige Skelete zu den Squatinae zählt, verdanken wir einen ausgezeichneten Fund aus dem oberen Jura von Nusplingen (Beerathal). Es handelt sich dabei theils um Skeletbruchstücke, theils um nahezu vollständige Skelete von Haien, die er wegen der Form der Placoidschuppen als Squatina acanthoderma beschreibt und abbildet. Ferner scheint Geinitz [5], geneigt zu sein die Wirbel mit kreisförmigen Wänden nach Kiprijanoff [6]) aus dem Pläner von Strehlen, wie auch die gleichen im kurskischen eisenhaltigen Sandsteine gefundenen Squatinae zuzuschreiben.

Herr Prof. Zittel hatte die grosse Güte dem mir zur Disposition gestellten Materiale das Bruchstück einer Wirbelsäule von Squatina acanthoderma (Fraas), sowie ein gleiches von Thaumas alifer (Münster), den münchener Sammlungen angehörig, beizufügen, deren Untersuchung die Richtigkeit der Ansicht von Giebel, Fraas und Quenstedt, dass man es mit Squatinae zu thun habe, auf's Klarste bewies; allein Dank der Freundlichkeit der Herren Zittel und Beyrich bin ich im Stande den bisherigen Funden weitere beizufügen. Es sind einzelne Wirbel aus der oberen Kreide von Ciply und Maestricht und aus dem Senon (Aachen). Erstere gehören den münchener, letztere den berliner Sammlungen an. Ueber die mir gütigst von Prof. Geinitz gesandten Wirbel muss ich mir das

[1]) Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Stuttgart 1845 bis 1846.

[2]) Beiträge zur Petrefactenkunde.

[3]) l. c.

[4]) Zeitschrift der deutschen zoologischen Gesellschaft. Bd. VI.

[5]) Das Elbthalgebirge in Sachsen. Bd. II.

[6]) Fischüberreste im kurskischen eisenhaltigen Sandsteine.

Urtheil über die Richtigkeit der Diagnose Squatina bis auf Weiteres vorbehalten. Die Wirbel mit kreisförmigen Wänden gehören, wie ich in einem folgenden Abschnitte nachweisen werde, zum Theil Thieren aus der Familie Lamna an.

Die Squatinawirbel aus der oberen Kreide waren, abgesehen von vorläufig unbestimmten Wirbeln von Knochenfischen, mit solchen von Lamnae untermischt und dieser Umstand war mir um so interessanter, weil Agassiz[1] in seiner allgemeinen Uebersicht der fossilen Placoiden neben Repräsentanten der fossilen Familien Acrodus, Corax, Otodus aus der Kreide von Aachen, Maestricht und der Normandie auch Vertreter der Familie Lamna sowie Galeocerdo, dagegen gar keine Squatinae aufführt, ein Umstand, der mit Bezug auf die drei fossilen Familien Acrodus, Corax und Otodus zu denken gibt.

Asterodermus sowohl, wie die den Squatinae zugeschriebenen Zähne habe ich leider nicht untersucht und muss ich mich namentlich mit Bezug auf letztere jedes Urtheils enthalten. Freilich habe ich die Abbildungen von Reuss angesehen, allein dieselben erscheinen mir nicht bestimmt genug.

Aeussere Form der Wirbel.

Die äussere Form und das Aussehen der fossilen Wirbel kann leicht zu schweren Täuschungen Anlass geben und ist es daher in vielen Fällen durchaus nothwendig nicht bei der Untersuchung mit blossem Auge stehen zu bleiben, sondern die mikroskopische Analyse vorzunehmen. Die Maestrichter Wirbel bieten bei der Betrachtung von aussen in frappanter Weise das Aussehen von Lamnawirbeln dar (Fig. 3) und ich war im höchsten Grade überrascht, als sich an den Durchschnittsbildern ihre wahre Natur enthüllte. Es mag somit wohl mancher Wirbel als den Lamniden zugehörig bestimmt sein, der sich bei näherem Studium als zu Squatina gehörig erweist, um so mehr, weil häufig beide zusammen vorkommen.

Die Erhaltung der äusseren Form der Wirbel ist, wie ein Blick auf die Abbildungen von Fraas und die Betrachtung der vor mir liegenden Skeletbruchstücke von Thaumas alifer und Squatina acanthoderma lehren, viel vollkommener, als an den einzelnen fossilen Wirbeln.

[1] l. c. Tome III pag. 383.

und es hat das ja nichts Ueberraschendes, da die Isolirung der einzelnen Wirbel nur selten durch mechanische Gewalten, dagegen meistens durch weitergehende Fäulnissprocesse des Thierkörpers verursacht ist. Fraas gibt somit auch sehr characteristische Abbildungen, besonders von einem isolirten Wirbel Taf. XXVII *c*. Im Zusammenhange zeigen sich die einzelnen Wirbel scharf von einander geschieden und wird die Zwischenwirbelbegrenzung namentlich bei Squatina acanthoderma durch aufgeworfene Ränder schärfer hervorgehoben. Auch Andeutungen der Bogen und namentlich der Neurapophysen fehlen nicht, wie Fraas ganz richtig hervorhebt und abbildet, und wie bei Thaumas (Fig. 1) ist der Rückenmarkscanal auf der dorsalen Wirbelfläche durch eine seichte, zwischen den Resten der oberen Bogen verlaufende Furche angedeutet. Fraas irrt sich jedoch, wenn er angibt, dass die oberen Bogenstücke zapfenartig in ein Loch des Wirbelkörpers eingesenkt sind. Als Beweis für diese Behauptung dient ihm die Schilderung des prachtvoll erhaltenen Schwanzendes der Wirbelsäule (Taf. XXIX Fig. 4, welche die Seitenansicht desselben darstellt). Die darin dargestellten in der Nähe der Basen der Neurapophysen befindlichen Oeffnungen sind die Mündungen der für die Squatinawirbel characteristischen Gefässcanäle (Fig. 1 *a*), die, wie wir später sehen werden, J. Müller bereits sehr genau kannte. Ausser diesen characteristischen Oeffnungen, welche jedoch an den isolirten Wirbeln nicht nachweisbar sind, haftet denselben ein gewisser allgemeiner Character an, den auch bereits J. Müller[1]) von den lebenden Squatinae hervorgehoben hat. Sie sind (Fraas Taf. XXIV *c* Fig. 5) dorsoventralwärts etwas abgeplattet, zudem aber erscheint die dorsale Fläche im sagittalen Durchmesser, also von vorne nach hinten etwas schmäler als die ventrale. Auch die centrale Durchbohrung des Chordacanals ist zuweilen excentrisch, mehr der Dorsalseite genähert (Fig. 5). Ich möchte jedoch von vorne herein ausdrücklich hervorheben, dass diese Charactere je nach den verschiedenen Regionen des Körpers verschieden sein mögen und auch anderen Haifamilien zukommen. Sie entbehren sonach jedes bestimmenden Werthes so lange, als nicht die übrigen Merkmale gleichzeitig aufgefunden sind.

Die vor mir liegenden isolirten Wirbel sind wohl mit Ausnahme des einen (Fig. 14) aus der oberen Kreide bei Maestricht Schwanz-

---

[1]) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.

wirbel und dem entsprechend wurde auch die Schwanzwirbelsäule lebender Squatinae vorzugsweise zur Untersuchung benutzt. Der Erhaltungszustand ist im höchsten Grade verschieden. Vorzüglich gut ist er bei den Wirbeln von Ciply, weniger gut bei den aachener, am schlechtesten bei denen aus der maestrichter Gegend. Letztere sind mehr oder minder zerbröckelt und ihre freie Oberfläche zeigt durchaus nichts Besonderes. Sie ist glatt Fig. 6, ohne characteristische Vertiefungen und Gruben resp. Leisten, wie sie den Wirbeln der Familie Lamna vielfach zukommen. Ganz anders dagegen die Wirbel aus der oberen Kreide von Ciply (Fig. 3) die mir auf den ersten Blick als einer Lamna angehörig erschienen. Auf der dorsalen Fläche und an den Seiten der Wirbel zeigten sich mit grauen Kreidemassen ausgefüllte Vertiefungen, die den Anschein darboten als seien dort die Gruben gewesen, in die sich die knorpligen Häm- und Neurapophysen resp. die Rippen einsenken, wie es bei der Familie Lamna und anderen der Fall. Zwischen diesen machte sich ein System brauner glatter Leisten geltend. Dieselben sind auf der ventralen Fläche zu 4, auf der dorsalen zu 2—3, durch weitere Zwischenräume getrennte Gruppen angeordnet, welche sich zwischen den Massen des die Wirbelhöhlungen ausfüllenden und undeutlich concentrisch gestreiften (Fig. 4) Doppelkegels, parallel der Längsaxe des Wirbels ausspannen. Jede dieser Grundleisten besteht aus zwei oder drei feinen, schmäleren oder breiteren Bälkchen die zuweilen durch feinere Züge mit einander verbunden sind, beim Uebergange in die Randleisten des Doppelkegels aber immer ziemlich regelmässig ein zierliches Netzwerk mit runden oder polygonalen Maschen bilden. Alle diese Erscheinungen erinnern sehr an die Verhältnisse bei den Lamnidae. Spuren von oberen und unteren Bogen oder Rippen finden sich an den isolirten fossilen Wirbeln an keiner Stelle.

Bau der Wirbel.

Das Characteristische im Bau der Squatinawirbel tritt bereits bei der Betrachtung mit blossem Auge auf den Bruchflächen, wie sie die maestrichter und aachener Wirbel darbieten, deutlich zu Tage. Sie zeigen Schichten concentrischer Lamellen (Fig. 4, 5, 7), die bei den sehr bröcklichen Wirbeln aus Maestricht durch weite leere Zwischenräume getrennt, dagegen bei denen aus Aachen dichter gedrängt und durch Ausfüllungsmassen verbunden erscheinen. Im Centrum des grossen maestrichter Wirbels erscheint Fig. 4 ein

compacter Kern, um den die Lamellen geordnet sind. Dieselben haben einen leicht welligen Verlauf und spannen sich in sagittaler Richtung zwischen den Flächen des compacten, die Wirbelhöhlungen einnehmenden und den Chordacanal begrenzenden, sogenannten Doppelkegels der Selachier aus (Fig. 4). Hin und wieder erscheinen die einzelnen Lamellen verbindende, somit radiär gestellte Interstitiallamellen (Fig. 4, 5), deren Zahl und Stärke jedoch niemals den allgemeinen und ausgeprägten Character der concentrischen Schichtung aufhebt. Je nach der Grösse der Wirbel ist die Zahl der Lamellen selbstverständlich äusserst verschieden. Viel besser als auf Bruchflächen zeigt ein frontaler Querschnitt (Fig. 12) die concentrische Lagerung der Lamellen und somit gehe ich zur Betrachtung des feineren Baues über.

Zuvor sei es mir jedoch gestattet behufs besseren Verständnisses der Verhältnisse der fossilen Wirbel den eigenartigen Bau unserer jetzt lebenden Squatinae aus einander zu setzen. Derselbe zeigt meiner Ansicht nach schlagend die Richtigkeit des betretenen Weges und der angewandten Methode.

Squatina vulgaris (Risso).
Squalus squatina (L).

Wie bei allen Haien baut sich der Wirbel dieser Thiere, abgesehen von der Chorda und deren Elastica (elastica interna), aus dem chordalen Wirbelkörper oder der eigentlichen Chordascheide (Fig. 9) und der sehr häufig durch eine vollständige, homogene Basalmembran, der Elastica externa, getrennten, fortsatzbildenden oder skeletogenen Schicht (Fig. 9 *i*) auf. Letztere sendet, wie ihr Name sagt, die Neur- und Hämapophysen, respective die Rippen aus, während ersterer niemals zu ihnen in genetische Beziehung tritt. Die Squatinae gehören dabei zu denjenigen Haifamilien, die mit Spritzlöchern versehen sind, also eine erste Kiemenspalte, aber keine Nickhaut besitzen und die sich dadurch auszeichnen, dass vorzugsweise der chordale Wirbelkörper sich am Aufbau des Wirbels betheiligt, während dagegen der Körperantheil der fortsatzbildenden oder skeletogenen Schicht bedeutend geringer erscheint, sogar vollkommen fehlen kann.

J. Müller hat schon in seiner berühmten Abhandlung (Osteologie und Neurologie der Myxinoiden) eine im Ganzen zutreffende Schilderung des Baues der Wirbel gegeben und Kölliker[1]) hat dann

[1]) l. c.

die Untersuchungen über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische weiter geführt. Mir ist nicht bekannt, dass dieselben seit seiner Zeit an diesem Thiere wieder aufgenommen sind. Seine Beschreibung ist bezeichnend und im grossen Ganzen zutreffend und vermag ich derselben nur Weniges beizufügen.

»Der Wirbel besteht nach ihm zu innerst aus einem compacteren Doppelkegel, der innen aus Faserknochen, aussen aus Knorpelknochen besteht. Nach innen und vorne liegt hyaliner Knorpel, der ebenfalls der Chordascheide entstammt, dann die Elastica interna und die Chorda selbst. Nach aussen folgen abwechselnd je nach dem Alter der Thiere mehr oder weniger Lagen von hyalinem Knorpel mit radiärgestellten Zellreihen und Lamellen von Knorpelknochen. Auf die äusserste Lage von Knorpel folgt dann noch an der Seite ein dünnerer Knorpelüberzug, der von den rings verschmolzenen Bogen herrührt und am Schwanze auch eine schwache oberflächliche Ossification zeigt. Auffällig ist dabei die beträchtliche Anzahl von Blutgefässen, die von aussen radiär, zum Theil bis an oder in den innersten Knochenring eindringen. Die Wände derselben sind auch in den Knorpellamellen verkalkt. Das genauere Verhalten der Gefässe ist ihm dabei entgangen. Die Elastica externa zu erkennen gelang ihm nur an einem jungen Exemplare, und zwar nach aussen vom oberflächlichsten Knochenringe des Körpers und eine denselben unmittelbar begrenzende Knorpellage mit radiär gestellten Zellen.«

Bei schwacher Vergrösserung erscheint die Chorda im Centrum des Wirbels rhombisch eingeschnürt (Fig. 9 *a*), die Winkel des Rhombus nach oben, unten und zu den Seiten gekehrt, bei stärkerer Vergrösserung zeigt sich dagegen eine Sternfigur (Fig. 13 *g*), insofern die Seiten gebuchtet und mit kolbenartigen Vorsprüngen besetzt erscheinen. Dieselbe besteht im Centrum aus langgezogenen, der Wirbelaxe entsprechend gestellten, dicht gedrängten und abgeplatteten Faserzellen, die erst in den Wirbelhöhlungen dem gewöhnlichen Aussehen der Chorda Platz machen und derselben den Character eines grossmaschigen Netzwerkes mit polygonalen oder rundlichen Maschen verleihen. Das Chordaepithel habe ich nur in den Aushöhlungen als eine einfache Lage platter Zellen nachweisen können. Die Elastica interna ist deutlich, aber sehr zart.

Die Chordascheide oder der chordale Wirbelkörper besteht der Elastica zunächst aus einer dünnen Lage hyalinen Knorpels Fig.

13*a*, welche im Centrum des Wirbels stärker erscheint, als im centralen Theil der Wirbelhöhlungen. Dagegen nimmt sie an der Peripherie der letzteren wieder allmälig an Stärke zu (Fig. 8) und geht dort in das Intervertebralgewebe über, welches sich ohne Trennungsgrenze (Fig. 8 *d*) in das entsprechende Gewebe des benachbarten Wirbels fortsetzt. Es ändert sich dabei nur die Lage der Zellen. Während dieselben sonst in der Ebene der Wirbelhöhlung liegen, biegen sie an der Peripherie um in die horizontale. Dabei geht der hyaline Knorpel gegen die freie Oberfläche des Wirbels hin allmälig in Faserknorpel mit spindelförmigen Zellen und darauf in fibrilläres Bindegewebe über, welches als eine Fortsetzung der folgenden Schicht erscheint, und über die das Periost verhältnissmässig locker angeheftet hinwegzieht. In der unmittelbarsten Umgebung der Elastica interna ist die hyaline Zwischenzellsubstanz, in der die Zellen, wie sich auf dem Querschnitt ergibt (Fig. 13*a*), radiär angeordnet sind, reichlicher vorhanden, während sie dagegen in den peripheren Lagen sparsamer erscheint, so dass die Knorpelzellen hier dichter zusammenliegen, zugleich aber auch abgeplatteter und concentrisch um die Chorda gelagert sind (Fig. 13*a*).

Darauf folgt der centrale Doppelkegel (Fig. 8*a*). In der Mitte des Chordacanals erscheint derselbe am dünnsten (Fig. 8), dagegen am Uebergange in die Wirbelhöhlung am stärksten. Gegen die Peripherie nimmt er wieder an Stärke ab (Fig. 8), springt an der freien Oberfläche vor und bildet hier die abgerundeten Randleisten des Wirbels (Fig. 3). Der Doppelkegel erscheint im Centrum des Wirbels, im Bereich des eigentlichen Chordacanals, wie der Längsschnitt lehrt, abgeplattet mit in die hyaline centrale Knorpelmasse vorspringenden, abgerundeten Rändern, so dass der im Centrum des Wirbels befindliche, an die Elastica interna grenzende Hyalinknorpel gleichsam in eine Aushöhlung zu liegen kommt (Fig. 8*g*). Die Ansichten Kölliker's in Betreff der Zusammensetzung des Doppelkegels erscheinen mir nicht stichhaltig. Derselbe besteht nicht aus Faser und Knorpelknochen, sondern in toto aus einem verkalkten Knorpelgewebe, welches grösstentheils hyalin ist und nur an der Oberfläche des Wirbels beim Uebergange in die faserige Bindesubstanz des Zwischenwirbelgewebes in Faserknorpel übergeht. Immerhin ist die Annahme, dass Fasermassen in die Bildung des Doppelkegels eingehen, erklärlich, wenn man sieht, wie sich die Knorpelzellen in bestimmten Lagen abplatten (Fig. 13*b*, *c*, *d*) und zuweilen sogar das Aussehen spindelförmiger Bindegewebszellen gewinnen, ohne

jedoch deren protoplasmatische Ausläufer zu besitzen. Ferner erscheinen hier und da in der hyalinen verkalkten Substanz Streifungen, die leicht für Fasern gehalten werden können, wie Aehnliches auch in den nicht verkalkten Massen des hyalinen Knorpels zu Tage tritt.

Ich unterscheide am centralen Doppelkegel drei Schichten, eine mittlere und zwei Belegschichten, die ohne scharfe Begrenzung und oftmals unregelmässig in einander übergreifend gegenüber den benachbarten sowohl centralen, wie peripheren Knorpelmassen abgesetzt sind (Fig. 13). Der Unterschied der drei Schichten ist auf dem Querschnitt am deutlichsten, da die mittlere Schicht dunkler erscheint, während die Belegmassen heller aussehen Fig. 13). Auf dem Längsschnitt erscheinen diese Helligkeitsunterschiede weniger markirt, was selbstverständlich in der eigenartigen Zusammensetzung der Schichten begründet ist. Im Uebrigen existirt auch keine scharfe Grenze zwischen den drei Lagen. Am deutlichsten trennt sich noch die mittlere Zone von der peripheren, weniger von der centralen. Oft erscheint, aber nur auf dem Querschnitt deutlich nachweisbar, eine hellere, undeutlich begrenzte Verbindungsschicht der centralen mit der inneren Belegmasse (Fig. 13 *c*).

Letztere, welche wie bereits hervorgehoben, an den centralen Hyalinknorpel anstösst und mit unregelmässigen Fortsätzen in dieselbe eingreift (Fig. 13 *a*), zeigt ein rundmaschiges, verkalktes Zwischenzellgewebe, in dessen Räumen die entsprechend geformten Knorpelzellen eingesprengt sind (Fig. 13 *a*). Dieselben sind, jedoch in wenig augenfälliger Weise, concentrisch um die Chorda angeordnet. Hier und da glaube ich eine feine, radiäre Streifung gesehen zu haben, aber ich will keinen besonderen Werth auf diese Beobachtung legen, obgleich dieselbe mit Bezug auf die Erscheinungen, die der fossile Wirbel darbietet, nicht ganz uninteressant erscheint.

Die Maschen der auf dem Durchschnitt dunkler erscheinenden Uebergangszone sind dichter gedrängt und wenn dieselben auch ihre rundliche Form im grossen Ganzen bewahren, so kommen doch bereits zwischen ihnen eingesprengt plattere Maschen vor, nach deren Form sich selbstverständlich die Gestalt der eingelagerten Knorpelzellen richtet (Fig. 13 *c*).

Die stark abgeplatteten Knorpelzellen der folgenden, mittleren Schicht zeigen sehr ausgeprägt eine concentrische Anordnung um die Chorda, und da dieselben bei verhältnissmässig sparsamer, ver-

kalkter Intercellularsubstanz dicht gedrängt erscheinen, so erklärt sich aus diesen Umständen das dunkle Aussehen, das diese Lage auf dem Querschnitt bei durchfallendem Lichte darbietet. Im Querschnitt wenden die Zellen ihre grössten Flächen dem durchfallenden Lichte entgegen (Fig. 13*d*).

Die periphere Lage (Fig. 13*e*) bietet sowohl auf dem Längs- wie auf dem Querschnitt das gleichförmige Bild eines verkalkten Hyalinknorpels mit rundlichen Höhlungen zur Aufnahme der runden Knorpelzellen. Von einer regelmässigen Anordnung der letzteren ist keine Rede, dagegen trifft man häufig auf eingesprengte Inseln unverkalkten hyalinen Knorpels. Bis in diese Schicht reichen die beiden schon von J. Müller erwähnten und von Kölliker richtig beschriebenen Gefässcanäle (Fig. 9*e*), welche jungen Thieren eigenthümlich sind. Die Eintrittsöffnungen derselben an den Basen der Neurapophysen finde ich bereits in der dem Agassiz'schen Werke beigegebenen Abbildung richtig angedeutet (Vol. 3. Tab. 40*b* Fig. 6).

Die Höhlung des Doppelkegels ist im Anschluss an diese periphere Schicht von concentrischen Lagen hyalinen und verkalkten hyalinen Knorpels ausgefüllt (Fig. 8, 9), die regelmässig mit einander abwechseln. Je älter das Thier ist, desto grösser die Zahl derselben. Mit Bezug auf diese sind die Beobachtungen Kölliker's vollkommen zutreffend. Richtig ist auch seine Annahme einer vielfach durchbrochenen feinen Elastica externa, welche die Grenze zwischen dem ausgedehnten chordalen Wirbelkörper oder der Chordascheide und der sehr dünnen, skeletogenen oder fortsatzbildenden Schicht bildet.

Die Lagen des verkalkten Hyalinknorpels sind von höchst ungleicher Dicke (Fig. 8*b*), immer aber im Centrum stärker entwickelt als an der Peripherie. Dieselben schliessen häufig kleinere oder grössere Inseln unverkalkten Knorpels ein und verbinden sich namentlich an dem Uebergange in den Doppelkegel (Fig. 8') mittelst radiärer, zuweilen Netze bildender Fortsätze unter einander. Die Abstände der einzelnen verkalkten Lagen sind ebenfalls sehr verschieden. An der Peripherie sind sie (Fig. 8, 9) dichter zusammengedrängt, als im Centrum. Wie Kölliker[1] richtig bemerkt liegt auf der äussersten peripheren Verkalkungszone noch eine dünne Lage hyalinen Knorpels (Fig. 9*g*) und dann folgt die äussere elastische Grenzmembran. Die Schichten hyalinen Knorpels zeichnen

[1] l. c.

sich, wie ebenfalls von meinem Vorgänger richtig hervorgehoben wurde, durch die radiäre Stellung der Knorpelzellen aus Fig. 13*f*). Auf dem Querschnitt zeigte sich dabei aber deutlich eine radiäre Streifung (Fig. 13), eine Streifung, die hier und da deutlich das Bild feiner Canälchen darbot. Ich wurde dabei unwillkürlich an die namentlich von Bubnoff[1]) beschriebenen Safteanälchen erinnert, um so mehr, weil ich hier und da in ihnen spindelförmige Protoplasmahaufen gesehen zu haben glaube. Ich will es vorläufig dahin gestellt sein lassen, ob wir es mit wirklichen Safteanälchen oder, was ich eher anzunehmen geneigt bin, mit Kittsubstanz gefüllten intercapsularen Räumen zu thun haben, denen ich allerdings die Bedeutung der Fortleitung der Ernährungsflüssigkeit zuschreibe. Sie würden somit die Rolle des Safteanalsystems übernehmen. Diese Ernährungsbahnen müssen gerade hier ausgeprägter sein, wie an anderen Knorpelmassen, weil zwei mächtige Gefässcanäle an den Basen der oberen Bogen beginnend, ohne sich zu theilen, in radiärer Richtung gegen das Centrum hin die Schichten durchsetzen. Es wird somit ein bedeutender Nahrungsstrom in den Wirbel hineingeführt, der sich selbstverständlich darin vertheilen muss. Das kann nur auf dem Wege der Safträume geschehen, da von einer Vertheilung capillärer Gefässe im Inneren der Knorpelmassen keine Rede ist. Freilich stehen mir keine Injectionspräparate zu Gebote, allein es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass das ohne Abgabe von Aesten in dem Canal verlaufende Gefäss an der Grenze des Doppelkegels schlingenförmig rückbiegt. Die Gefässwandung besteht aus einer längsgestreiften Bindegewebsmembran, welche selbst dort, wo sie die hyalinen Knorpellagen durchsetzt (Fig. 9*e* ringsum von verkalktem Knorpel umkleidet ist.

Die aus hyalinem Knorpel bestehende fortsatzbildende Schicht, deren Zellen durch reichlichere Intercellularsubstanz, wie in der Chordascheide getrennt und in concentrischen Reihen angeordnet sind, umgreift im Gegensatz zu der Ansicht Kölliker's, am Schwanze junger Thiere nicht vollständig den chordalen Wirbelkörper, oder die Chordascheide. In der dorsalen und ventralen Mittellinie liegt die Elastica externa als zusammenhängende, feine Basalmembran dem Periost oder Perichondrium des Canalis neuralis resp. haemalis unmittelbar an. Seitlich ist dagegen die Umwachsung vollständig. Die davon ausgehenden Lagen zeigen, wie J. Müller und Kölliker richtig

[1] Beiträge zur Kenntnis der Structur des Knorpels. Bd. LVII der Sitzungsberichte der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1868.

bemerkten, sowohl an der Innen-, wie an der Aussenfläche und namentlich an den Basen stark entwickelte Verkalkungsschichten (Fig. 9 *a. b*).

Squatinae fossiles.

Bei der mikroskopischen Untersuchung fossiler Haiwirbel musste man von vorne herein erwarten, dass ein Theil der Gewebe nach dem Tode und während des Actes der Einbettung und Versteinerung entweder vollkommen oder zum grossen Theil verschwunden, resp. in eigenartiger Weise umgewandelt ist. Das gilt namentlich von den bindegewebigen Substanzen und Membranen, sowie von der leicht veränderlichen Zellmasse der Chorda, die besonders bei den kleineren Haien eine geringe Widerstandsfähigkeit besitzt. Dasselbe gilt aber auch für den hyalinen Knorpel, der wenn er auch der Fäulniss längeren Widerstand leistet, doch nur dann Aussicht auf Erhaltung gewährt, wenn die petrificirenden Substanzen denselben schnell durchtränken oder wenn auf dem Wege der Imbibition Massen in ihn eindringen, die bis zu dem Auftreten der Versteinerung denselben in seinen Structurverhältnissen erhält. Die Hoffnung auf Erhaltung des Baues beruht wesentlich auf der Anwesenheit mehr oder minder ausgedehnter, verkalkter Gewebe. In der That lehrt bereits eine Betrachtung mit blossem Auge, dass unmöglich alle Substanzen in ihrem eigenartigen Aufbau erhalten sein können, da bei den meisten fossilen Wirbeln jede Spur der Neur- und Hämapophysen fehlt, die nur an den zusammenhängenden Wirbeln von Squatina acanthoderma und Thaumas alifer in Rudimenten vorhanden sind. Dieser Umstand weist von vorne herein darauf hin, dass die aus hyalinem Knorpel bestehende skeletogene Schicht kaum in ihren Structurverhältnissen nachweisbar sein wird.

In der That habe ich an keinem der von mir mikroskopisch untersuchten Wirbel aus dem oberen Jura (Nusplingen, Squatina acanthoderma) und der oberen Kreide (Ciply) eine Spur der Elastica externa, der Chorda, der Elastica interna oder der unter der Elastica externa gelegenen und der Chordascheide angehörenden, hyalinen Knorpellage vorgefunden, und somit ist es auch erklärlich, wenn bei den Wirbeln von Ciply, Aachen, Maestricht jede Andeutung der fortsatzbildenden Schicht verschwunden war und nur bei Squatina acanthoderma und Thaumas alifer die verkalkten Partien der Basen der oberen und unteren Bogen nachweisbar waren. Bei den

Wirbeln aus der oberen Kreide (Ciply) ist sogar ein Theil der peripheren, concentrischen, verkalkten Schichten des chordalen Wirbelkörpers verschwunden (Fig. 12) und aus diesem Umstande erklärt sich das eigenartige, oben beschriebene äussere Aussehen dieser Squatinawirbel (Fig. 3). Die nur zum Theil verschwundenen peripheren Verkalkungszonen stehen als zwischen den Rändern des Doppelkegels sich erstreckende Leisten (Fig. 3) an der Wirbeloberfläche an (Fig. 3), weil ihre Zwischenräume mit Gesteinsmassen gefüllt sind und Nichts weist bei oberflächlicher Betrachtung auf den concentrischen Bau des Wirbels hin. Erst beim Durchschneiden tritt dieser deutlich zu Tage. Auf diese Weise kommt das täuschende Bild eines Lamnawirbels zu Stande. Sind diese verkalkten Lagen nicht durchbrochen, so erscheint der Wirbel glatt oder zeigt wegen des buchtigen Verlaufes der Verkalkungszone an der Peripherie schwache Andeutungen von Längsstreifen (Fig. 1, 2).

Die Chorda sowohl, wie die Elastica interna sind wie erwähnt auch nicht in Spuren nachweisbar. Statt ihrer findet sich bei dem Wirbel aus der oberen Kreide (Ciply Fig. 10, 15) eine mit zahlreichen Foraminiferen Globigerinen, Nodosarien etc. durchsetzte graue Kreidemasse, die ausserdem mit Kalkspath gefüllte Lücken aufweist, wie dasselbe auch in der Gesteinsmasse, die statt der Chorda die Höhlung der Wirbel aus dem oberen Jura (Nusplingen) ausfüllt, der Fall ist (Fig. 4*d*). Eingelagert erscheinen ferner gelblich oder dunkelgelb und braun gefärbte körnige Massen, deren Natur ich nicht zu bestimmen vermag, die aber ihre Färbung wohl irgend einem Metalle verdanken. Dieselben Massen haben auch die concentrischen Lagen hyalinen Knorpels (Fig. 11*f*, 15*a* und theilweise sogar die verkalkten Zonen verdrängt (Fig. 12*c* und ersetzt, so dass sich namentlich an den Wirbeln von Ciply nur die compacteren, inneren, verkalkten Schichten erhalten haben, während die in den Hyalinknorpel übergreifenden Fortsätze derselben grossentheils verschwunden sind. Das ist bei den Wirbeln von Squatina acanthoderma, deren Erhaltungszustand ja viel vorzüglicher ist, in sehr geringem Maasse der Fall, hat aber bei den Wirbeln der oberen Kreide zur Folge, dass die Dicke der verkalkten concentrischen Lagen gegenüber den die hyalinen Schichten ersetzenden Kreidemassen beträchtlich abgenommen hat (Fig. 12*c* und somit nicht wie bei den Wirbeln aus dem oberen Jura (Fig. 4*d*) der getreue Ausdruck des Verhaltens während des Lebens ist. Bei den Wirbeln aus Aachen und Maestricht muss die Ausfüllungsmasse, die den Character eines gleichmässigen

Schlammes trägt, zusammenhangsloser sein, da sie auf den Wirbelbruchflächen zwischen den concentrischen Verkalkungsschichten grösstentheils herausgefallen ist.

Bei dieser ausgiebigen Verdrängung selbst widerstandsfähiger, organisirter Substanzen war es mir daher recht überraschend nicht allein den Doppelkegel in seinen einzelnen Lagen deutlich gesondert vorzufinden, sondern sogar einen geringen Theil der centralen, hyalinen Knorpelmasse (Fig. 14*a*), welche zwischen der Elastica interna und dem Doppelkegel gelagert ist. Es ist mir aber auch nur im Centrum, in der Umgebung des eigentlichen Chordacanals gelungen Spuren derselben nachzuweisen. Ich halte dafür die mit sparsamen rundlichen Lücken versehene, gleichmässige Lage, welche ausserdem spärliche, sternförmige Spalträume zeigt. Die rundlichen Lücken betrachte ich als die Räume der Knorpelkapseln, in denen während des Lebens die Knorpelzellen lagen, die hier durch gleichgeformte Gesteinsmassen ersetzt sind. Die sternförmigen Lücken halte ich für Spalten, die nothwendig entstehen müssen, wenn die zwischen den Knorpelkapseln befindliche Intercellularsubstanz verschwindet und die Kapseln selbst petrificiren.

Der Doppelkegel der fossilen Wirbel zeigt sich wenigstens im Wirbelcentrum aus denselben characteristischen drei Lagen, einer mittleren und zweier Belegschichten zusammengesetzt, wie beim Wirbel der jetzt lebenden Thiere. Gegen die Peripherie hin gelang es mir dagegen niemals mehr wie zwei Schichten nachzuweisen. Es scheint dort die innerste, centrale verwittert zu sein. Gelingt es dagegen, am besten auf dem Querschnitt, die drei Lagen gesondert nachzuweisen, da erscheint auch, wie so oft bei den jetzt lebenden Thieren, die Zusammensetzung der mittleren Lage aus zwei untergeordneten Schichten, von denen ich die eine (Fig. 13*c*) als Uebergangsschicht bezeichnete.

Die innerste Lage (Fig. 14*b*) zeigt eine vollkommen gleichmässig versteinerte Intercellularsubstanz, in der die Zellräume mit gelbbraunen oder schwarzen körnigen Massen statt der Zellen gefüllt sind. Die Grenzen der ursprünglichen Knorpelkapseln sind nur schwach angedeutet. Warum nun aber bei den einzelnen Wirbeln gerade im Centrum die Erhaltung der Lage eine vollkommnere ist, wie an der Peripherie, darüber vermag ich mir keine ganz klare Vorstellung zu machen. Ich halte es nicht für unmöglich, dass die conservirende und versteinernde Substanz leichter in das

Wirbelcentrum dringt, weil bei vielen Haien, so bei Squatina, der centrale Theil der Chorda leichter vergänglich und zarter erscheint, als es an der Peripherie der Fall ist.

Die Uebergangszone Fig. 14 *c*, erscheint deutlicher. Die in concentrischen Reihen um das Wirbelcentrum gelagerten mehr abgeplatteten Höhlungen, welche den Knorpelzellhöhlen im Leben entsprechen, sind mit ihrem Inhalt dichter zusammengedrängt, die verkalkten und nachträglich versteinerten Knorpelkapseln sind schärfer abgesetzt und ein im Centrum der Lage sparsam vorhandenes sternförmiges Lückensystem macht an der Peripherie, wie der Querschnitt besonders schön zeigt (Fig. 14 *c*', einer Menge von stark lichtbrechenden, von Doppelcontouren begrenzten Canälen Platz. Das Zustandekommen dieses Lücken- und Canalsystems vermag ich nur so zu erklären, dass sich bei den lebenden Thieren Verkalkungsterritorien, sei es jeder Kapsel, oder einer Gruppe derselben entsprechend bilden und dass sich zwischen ihnen eine das Licht nahezu gleich brechende Substanz befindet, die entweder unvollkommener oder gar nicht verkalkt der Fäulniss weniger Widerstand leistet und somit vor dem Eindringen der versteinernden Massen schwindet und ein interterritoriales Lückensystem schafft, welches je nach der Form der Verkalkungsbezirke Formverschiedenheiten darbietet. Dieses Lückensystem würde dann den Safträumen im Leben entsprechen. Es wäre aber eine Erklärung auch in der Annahme gefunden, dass die peripheren Lagen der Verkalkungsbezirke im Leben mit geringeren Massen von Kalksalzen imprägnirt und somit weniger widerstandsfähig sind.

Darauf folgt die Schicht, die der dunkleren Abtheilung der mittleren Lage des Doppelkegels der lebenden Squatina entspricht Fig. 14 *d*). Die Zelllücken sind in derselben noch dichter gedrängt, vollkommener abgeplattet und in die Länge gezogen. Die concentrische Schichtung tritt auch bei den fossilen Wirbeln auf dem Querschnitt zu Tage. Diese Zone dehnt sich besonders in den peripheren Abschnitten der Wirbelhöhlung aus (Fig. 10). Auffallend war mir, dass in den Wirbeln der oberen Kreide die hellgelben, körnigen Einlagerungen in dieser Schicht viel reichlicher vorhanden waren, als in der vorhergehenden. Das Canal- und Lückensystem zeigte sich in derselben ebenfalls concentrisch angeordnet, gleichmässig durch die ganze Masse vertheilt, äusserst dicht gedrängt und zum Theil weiter wie in allen übrigen Lagen des Wirbels. Diese Erscheinung war mir um so interessanter, weil wir von der lebenden

Squatina wissen, dass an der Grenze dieser Schicht die Gefässcanäle ihr blindes Ende finden.

Die äussere Lage des Doppelkegels (Fig. 11*c*) ist namentlich im Centrum von grossen, mit Kalkspath gefüllten Lücken durchbrochen, ein Beweis, dass im Leben Inseln hyaliner Knorpelsubstanz eingesprengt waren. Die einzelnen Verkalkungsterritorien sind ziemlich deutlich abgegrenzt (Fig. 11) und das Lückensystem ist, wie das der Querschnitt, nicht aber der Längsschnitt zeigt, in radiärer Richtung angeordnet. Die Zellhöhlen sind wie bei dem lebenden Wirbel rundlich und weniger dicht gedrängt, wie in der mittleren Schicht. Eine gleichmässige, gelbliche Färbung findet sich im grössten Theil derselben. Dieselbe gelbliche oder rothgelbe Färbung zeichnet auch die concentrischen Lagen des versteinerten, verkalkten Knorpels aus (Fig. 15*b*), die wellig verlaufend (Fig. 12), sich hie und da, namentlich am Ansatze an den Doppelkegel (Fig. 11*b*) radiäre Verbindungen zusenden. Von den durchsetzenden Gefässcanälen, deren Oeffnungen wenigstens bei Squatina acanthoderma und Thaumas alifer auf der Oberfläche sichtbar sind, habe ich im mikroskopischen Bilde nichts mit Sicherheit entdecken können. Ich glaube nicht, dass die fossilen Squatinae in dieser Beziehung sich anders verhalten werden, wie die lebenden. In den concentrischen Lagen umgrenzt das Spaltsystem nicht allein die einzelnen Verkalkungsbezirke (Fig. 15*b*), sondern dringt selbst buchtig verlaufend in dieselben ein und bietet somit ein ausserordentlich complicirtes Bild, in dem man erst nach längerem Betrachten die einfachen Hauptcontouren der verkalkten Zwischenzellsubstanz mit den einzelnen Zellhöhlen wiederfindet.

Die fortsatzbildende oder skeletogene Schicht ist, wie bereits erwähnt, nur bei Squatina acanthoderma und Thaumas alifer vorhanden und habe ich die Ueberreste derselben bei ersterem Thiere mikroskopisch zu untersuchen Gelegenheit gehabt. Es handelt sich nur um die Basen der Bogen und auch nicht einmal um alle Bestandtheile derselben, sondern nur um die inneren und äusseren verkalkten Partien. Der Hyalinknorpel ist vollständig ausgefault und an deren Stelle Gesteinsmasse getreten, deren Eindringen die innere und äussere verkalkte Lage zerbröckelt und die einzelnen Scheiben durch einander geworfen hat. Immerhin bieten die Scheiben aufs deutlichste das Bild einfach ossificirten hyalinen Knorpels dar.

Placoidschuppen und Zähne.

Ist es mir, wie ich glaube, in den vorstehenden Schilderungen gelungen, vor Allem durch die mikroskopische Analyse der Wirbel nachzuweisen, dass es sich um Squatinae handelt und dass die Ansichten von Fraas mit Bezug auf Squatina acanthoderma vollkommen richtig sind, so wird man, abgesehen von dem Hervorheben der Aehnlichkeit der äusseren Formverhältnisse der Wirbel von Thaumas alifer mit denen von Squatina, Aehnlichkeiten, die auch Giebel bei der Beurtheilung der weiteren Ueberreste benutzt, doch den zwingenden Beweis für die Richtigkeit der Ansicht, dass Thaumas eine Squatina ist, vermitteln. Es muss das um so mehr der Fall sein, weil sich aus den mangelhaft conservirten Ueberresten kein absolut sicherer Schluss auf die Natur des Thieres machen lässt.

Ich habe mich gescheut das mir vorliegende Originalexemplar der münchener Sammlung weiter zu verstümmeln und gesucht auf einem anderen Wege zur Klarheit zu kommen. Ich benutzte dazu die Placoidschuppen, die reichlich vorhanden, ohne merklichen Nachtheil sich abheben und untersuchen liessen.

Wie die Zähne, so sind auch die Schuppen in den verschiedenen Familien der Plagiostomen verschieden geformt, und da die Ersteren mit so ungemeinem Erfolge, namentlich von Agassiz zur Bestimmung fossiler Selachier benutzt worden sind, so hielt ich es für möglich auch die Placoidschuppen in ähnlichem Sinne verwerthen zu können, um so mehr, weil die Arbeiten von O. Hertwig[1] zur Evidenz lehren, dass Zähne und Schuppen homologe Bildungen sind und zugleich zeigen, dass auch letztere bedeutende Formverschiedenheiten innerhalb der Familien darbieten. Es wurde mir jedoch sehr bald klar, dass man ebenso wie bei der Verwerthung der Zähne besonders vorsichtig zu verfahren habe. Ich würde es nur in den seltensten Fällen wagen blos mit Hülfe des Integumentes die Zugehörigkeit eines fossilen Haies zu einer bestimmten Familie mit Sicherheit auszusprechen. Wie bei den Zähnen, so gewinnt die Form der Placoidschuppen eine besondere Bedeutung erst dann, wenn die genaue Analyse der übrigen Ueberreste, namentlich der Wirbel vorangegangen ist. Ist dadurch die Familienzugehörigkeit einmal bewiesen, so glaube ich sind die Reste des Integumentes ausserordentlich werth-

[1] Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaer naturwissenschaftliche Zeitschrift. Bd. VIII.

voll für die Bestimmung der Individualität. Wie ungemein schwer es ist unter allen Umständen bei ausschliesslicher Untersuchung der Schuppen die Träger richtig zu classificiren, das lehrt meiner Ansicht nach eine Vergleichung der Abbildung einer Placoidschuppe von Squatina vulgaris mit der von O. Hertwig [1]) gegebenen des gleichen Gebildes von Mustelus laevis, namentlich auch, weil es bekannt ist, dass die Länge des Schuppenstachels und die Richtung, ja selbst die Form bei demselben Thiere in gewissen Grenzen, je nach den Regionen schwankt. Betrachtet man aber die Placoidschuppen von Squatina vulgaris, acanthoderma und alifer (Fig. 17, 18, 19), nachdem letztere unzweifelhaft als Meerengel erkannt sind, so glaube ich wird jeder die Berechtigung der Unterscheidung von

Squatina acanthoderma
und - alifer (Thaumas)
von der lebenden Squatina vulgaris

zugeben. Dabei möchte ich vor Allem hervorheben, dass es durchaus nicht genügt die Schuppen nur von der Fläche zu betrachten, sondern dass die Betrachtung von der Seite und wo möglich die Anfertigung von senkrechten Schliffen, wie sie mir von acanthoderma vorliegen, nothwendig ist. Begnügt man sich mit der einen Beobachtungsweise, so wird man schwer zum sicheren Resultat kommen und es möchte kaum einem, der die Fig. 16 und 20 mit einander vergleicht, ohne Weiteres einfallen, dass diese Schuppen Thieren derselben Familie angehören.

Es lässt sich aber ein allgemeiner Familiencharacter der Placoidschuppen der Squatinae nicht ableugnen, ein Character, der weder aus der Beschreibung noch aus den Abbildungen von Fraas [2]) hervorleuchtet, aber an Schliffen und bei der Betrachtung von der Seite deutlich zu Tage tritt (Fig. 17, 18, 19). Bei allen ist der freie Theil der Schuppe knieförmig gebogen und man kann somit einen aufsteigenden und einen liegenden Theil des eigentlichen Hakens oder Zahnes unterscheiden. Ersterer erhebt sich aus der in die cutis eingesenkten Basal- oder Fussplatte (Fig. 19 *b*).

Bei alifer (Fig. 17) ist der übergebogene Theil des Hakens stumpf, das Knie dagegen kolbenartig angeschwollen. Dabei ist ersterer sogar gegen die Fussplatte geneigt. Bei acanthoderma erscheint das Knie schwächer ausgeprägt, der Haken ein wenig aus

[1]) l. c. [2]) l. c.

der Horizontalen aufgerichtet und etwas zugespitzt endend, während er bei unserer lebenden Squatina (Fig. 19 , bei der das Knie noch weniger wie bei den fossilen Arten vorragt, noch mehr aufgerichtet ist und spitzer endet. Während der freie Theil bei vulgaris und acanthoderma ein wirklicher Haken ist (Fig. 18, 19), stellt er dagegen bei alifer Fig. 17 mehr eine breite Platte dar, die allseitig die Fussplatte überragt, während das bei vulgaris höchstens mit der Spitze der Fall ist. Die Fussplatte überragt den Zahn in weiter Ausdehnung. Daraus resultirt die grosse Differenz im Flächenbilde. Bei Squatina vulgaris schimmert der Haken als ein kleiner spitzer Kegel durch die Mitte der hinteren Hälfte der Fussplatte, während der freie Theil bei alifer als breite, unregelmässig polygonale Tafel wie bei einem Manschettknopf das Fussstück überlagert. Dabei muss ich aber hervorheben, dass ich keineswegs glaube, dass bei den fossilen Meerengeln das bildlich dargestellte Grössenverhältniss zwischen Zahn und Fussplatte auch wirklich den Verhältnissen während des Lebens der Thiere entspricht, im Gegentheil. Wir wissen aus den Untersuchungen, namentlich von O. Hertwig[1], dass der letztere wichtige Bestandtheil, von bindegewebigen Faserelementen im Leben durchzogen ausserordentlich brücklich und leicht vergänglich erscheint, der Fäulniss wenig Widerstand leistet und so ist im fossilen Zustande nur ein Theil mehr vorhanden. Die Fuss- oder Cementplatte ist ja eine Bildung, die bei den Plagiostomen auf der Stufe des Anfanges ihrer Entwicklung stehen bleibt.

Ganz anders dagegen das von einem dendritisch verzweigten Canalsystem durchzogene, geschichtete Dentin (Fig. 19 *d* , in dessen Basis, am Uebergange in die Cementplatte die Pulpahöhle sich zeigt, und welches an der freien Oberfläche vom Schmelz überzogen erscheint. Die Structur des Dentins tritt an den fossilen Schuppen gerade so gut zu Tage, wie an denen der lebenden Thiere. Dass sich der Verlauf der Zahnbeinröhrchen nach der Form des freien Theiles des Hakens richtet lehrt ein Blick auf die Zeichnungen. Ein allseitig sich verzweigender Baum bei alifer, biegen bei acanthoderma und vulgaris seine Hauptzweige in den Haken ein.

Was nun für die Placoidschuppe bezüglich ihrer Verwerthbarkeit für die Systematik gilt, das gilt auch in gewissem Sinne für die Zähne der Haie. Damit trete ich allerdings den Ansichten erfahrener und berühmter Forscher entgegen und es geschieht das gewiss

[1] l. c.

nicht leichten Herzens, allein, wenn ich auch zugebe, dass es auch bei ihnen allgemeine Familienkennzeichen gibt, so zeigen doch gerade die ungeheuren Formverschiedenheiten innerhalb des Rahmens derselben, dass es nicht ohne Weiteres angeht auf Grund der Zahnformen neue Familien zu gründen, die in der jetzigen Lebewelt keine Repräsentanten mehr besitzen und von denen selber zugestanden wird, dass sie sich nur schwer von den bekannten Thieren und Thierfamilien unterscheiden lassen. Ich habe vielfach Zahnreihen aus der Mitte und von den Enden des Ober- und Unterkiefers der verschiedenen Haie durchmustert und eine so gewaltige Verschiedenheit der Gestalt gefunden, dass ich mit Bezug auf den Werth, der denselben für die Systematik beigelegt ist, immer skeptischer geworden bin. Ja selbst benachbarte Zähne zeigen, wie die Abbildungen von Squatina vulgaris lehren, so bedeutende Differenzen, dass man dieselben, wenn sie fossil gefunden worden wären, wohl unzweifelhaft unterschiedenen Individuen zuschreiben würde.

Der Werth der fossilen Haifischzähne für die Systematik sinkt um so mehr, weil die Fuss- oder Cementplatte, und zwar aus denselben Gründen wie bei den Placoidschuppen, selten in voller Ausdehnung erhalten zu sein pflegt. Nur das Zahnbein und der Schmelz sind conservirt. Sind aber ausser ihnen noch andere Reste vorhanden, so sind sie, wie die Schuppen, ein äusserst werthvolles Material.

Wie zweifelhaft der Werth der Zähne bei der Aufstellung vollkommen neuer Familien ist, das trat mir besonders vor Augen, als ich die Angaben von Agassiz über die Familie Otodus und die Abbildungen der Zähne derselben durchmusterte, die so colossale Formverschiedenheiten darbieten, dass man nur unter der Annahme des absoluten Werthes dieser Gebilde zur Aufstellung einer eigenen Familie kommen kann. Diese Ueberzeugung scheint aber selbst bei Agassiz keine besonders feste zu sein. Gesteht er doch selber zu, dass es oft schwer, wenn nicht unmöglich sei dieselben von solchen, die der Familie Lamna angehören, zu unterscheiden. Ich möchte glauben, dass in der Familie Otodus noch Squatinae verborgen sind und dass die Uebrigen zur Familie Lamna in den bekannten Formen gerechnet werden müssen. Der Umstand, dass Zähne von Otodus appendiculatus, latus und serratus an denselben Orten und in denselben Schichten gefunden sind, wie die Squatina und ein Theil der Lamnawirbel machte mich stutzig und vergleicht man nun die Zähne von Squatina vulgaris mit denen von Otodus apiculatus und obliquus

(Fig. 23, 24., namentlich den Zahn Fig. 22. mit dem des obliquus (Fig. 23. so ist, wenn man bedenkt, dass an den fossilen Zähnen die Fussplatten grössten Theils verschwunden sind, kein so grosser Unterschied zwischen ihnen, wie zwischen den von Agassiz abgebildeten Zähnen von Otodus obliquus und denen von Otodus serratus oder selbst zwischen den einzelnen Zähnen des Otodus obliquus.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Fig. 1. Seitenansicht eines Wirbels von Squatina acanthoderma aus dem oberen Jura (Nusplingen). *a*. Gefässöffnungen. *b*. Leisten von den oberflächlichen, concentrischen Lamellen herrührend. Natürliche Grösse.

Fig. 2. Zwei Wirbel von Squatina alifer aus dem oberen Jura von der Dorsalseite gesehen. Vergr. 2 mal. *a*. Die Reste der Neurapophysen. *b*. Leisten von den oberflächlichen, concentrischen Verkalkungsschichten herrührend.

Fig. 3. Wirbel aus der oberen Kreide (Ciply), von der Dorsalseite gesehen. Einmalige Vergrösserung.

Fig. 4. Bruchfläche eines Wirbels aus der oberen Kreide (Maestricht) mit centralem Kern und den concentrischen Lamellen. Einmalige Vergrösserung.

Fig. 5. Bruchflächen eines Wirbels aus der oberen Kreide (Maestricht) von der Wirbelhöhlung aus gesehen. Natürliche Grösse.

Fig. 6. Die glatte ventrale Fläche des vorigen Wirbels.

Fig. 7. Die dorsale Bruchfläche eines Wirbels, Senon (Aachen) mit den concentrischen Lamellen. Dreimalige Vergrösserung.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Wirbelsäule einer Squatina vulgaris. Vergr. 10mal. *a*. Centraler Doppelkegel. *b*. Die verkalkten Schichten hyalinen Knorpels. *c*. Periost. *d*. Intervertebralgewebe. *e*. Intervertebraler Theil der Chorda, der Wirbelhöhle entsprechend. *f*. Eigentlicher Chordacanal. *g*. Verdickung der centralen hyalinen Knorpellage an den Enden des eigentlichen Chordacanals.

Fig. 9. Mittlerer Querschnitt durch einen Schwanzwirbel von Squatina vulgaris. *a*. Haemapophysen mit verkalkter Peripherie. *b*. Neurapophysen. *c*. Chorda. *d*. Centraler Doppelkegel. *e*. Gefässcanäle. *f*. Die concentrischen Schichten hyalinen Knorpels der Chordascheide. *g*. Die hyaline Knorpellage unter der Elastica externa. *h*. Die concentrischen Lagen verkalkten Knorpels. *i*. Die skeletogene oder fortsatzbildende Schicht.

Fig. 10. Längsschnitt durch den Wirbel einer Squatina (Obere Kreide Ciply). *a*. Centraler Doppelkegel. *b*. Kreidemassen an Stelle der hyalinen Knorpellagen. *c*. Die concentrischen Schichten verkalkten Knorpels. Vergr. 4 mal.

Fig. 11. Mittlerer Längsschnitt eines Wirbels von Squatina acanthoderma (Oberer Jura). Vergr. 4 mal. *a*. Centraler Doppelkegel. *b*. Die concentrischen Lagen verkalkten Knorpels. *c*. Gesteinsmassen an Stelle des hyalinen Knorpels. *d*. Mit Kalkspath gefüllte Lücken.

Fig. 12. Querschnitt durch den Wirbel einer Squatina (Obere Kreide Ciply). *a*. Innere Lage des centralen Doppelkegels. *b*. Uebergangszone. *c*. Dunkle mittlere Schicht. *d*. Periphere Lage desselben. *e*. Die concentrischen Schichten verkalkten Knorpels. *f*. Kreidemassen an Stelle des hyalinen Knorpels. Vergr. 4 mal.

Tafel XXXI.

Fig. 13. Stück eines Wirbelquerschnitts von Squatina vulgaris. Vergr. 300. *a*. Hyaline Knorpellage der Chordascheide um die Elastica interna. *b*. Innere verkalkte Lage des centralen Doppelkegels. *c*. Uebergangszone. *d*. Dunkle Schicht der mittleren Zone des Doppelkegels. *e*. Periphere Belegschicht desselben. *f*. Hyaline, concentrische Knorpellage. *g*. Chorda.

Fig. 14. Stück eines Wirbelquerschnitts einer Squatina (Obere Kreide Ciply). Vergr. 300 mal. *a*. Reste der innersten, hyalinen Knorpellage der Chordascheide. *b*. Innere Verkalkungszone des centralen Doppelkegels. *c*. Uebergangszone. *d*. Dunkle Lage der mittleren Schicht. *e*. Periphere Belegschicht desselben. *f*. Kalkspath an Stelle des hyalinen Knorpels.

Fig. 15. Die concentrischen Lagen desselben Wirbelquerschnittes. Vergr. 300 mal. *a*. Kreidemassen mit Foraminiferen statt der concentrischen Lagen hyalinen Knorpels. *b*. Concentrische Lage versteinerten verkalkten Knorpels.

Fig. 16. Placoidschuppen von Squatina alifer (Oberer Jura) von der Unterfläche gesehen. Vergr. 10 mal. *a*. Reste der Fussplatte. *b*. Freier Schuppentheil.

Fig. 17. Senkrechter Durchschnitt einer Schuppe von Squatina alifer. Vergr. 70 mal. *a*. Knie. *b*. Aufsteigender Theil des Hakens.

Fig. 1

Fig. 3.

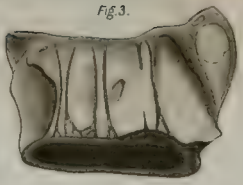


Fig 5.

Fig 6.

Fig 2

Fig 4

Fig 7

Fig 10

Fig 8

Fig 9

Fig 11

Fig 12

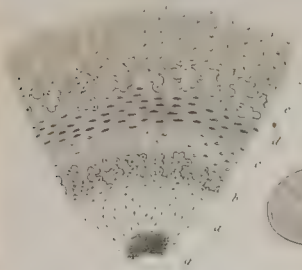


Fig 13
f
e
d
c
b
a
g

Fig 20
a
b

Fig 16
f
e
d
c
b
a

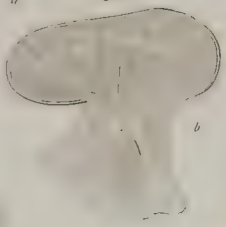


Fig 17
a
b

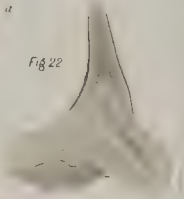


Fig 22

Fig 14
f
e
d
c
b
a

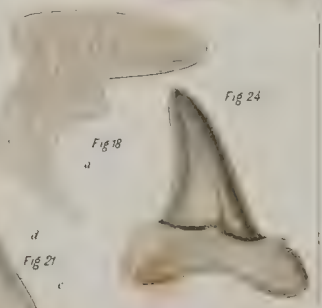


Fig 24
Fig 18
a
d
Fig 21
c
b

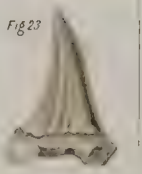


Fig 23
a
c
d

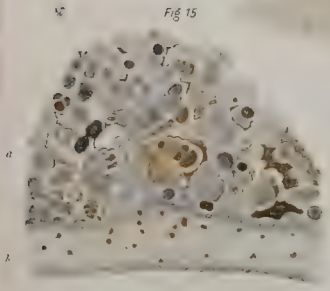


Fig 15
a
b

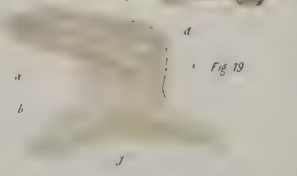


Fig 19
a
b
f

Fig. 18. Senkrechter Durchschnitt durch eine Placoidschuppe von Squatina acanthoderma. Vergr. 70 mal. *a*. Reste der Fussplatte. *b*. Knie des Hakens.

Fig. 19. Senkrechter Durchschnitt durch eine Placoidschuppe von Squatina vulgaris. Vergr. 70 mal. *a*. Umgebogener Theil des Hakens. *b*. Fussplatte. *c*. Schmelz. *d*. Das geschichtete Dentin. *e*. Dentinröhren. *f*. Pulpahöhle.

Fig. 20. Placoidschuppe von Squatina vulgaris von der Unterfläche gesehen. Vergr. 10 mal. *a*. Fussplatte. *b*. Durchschimmernder Zahn.

Fig. 21. Zahn von der Mitte des Unterkiefers (functionirende Reihe). *a*. Fussplatte. *b*. Zahnhöhle. *c*. Dentin. *d* Schmelz. Vergr. 10 mal.

Fig. 22. Ein Zahn aus der Nachbarschaft des vorigen. Vergr. 10 mal.

Fig. 23. Zahn von Otodus obliquus nach Agassiz. *a*. Dentin ohne Schmelzüberzug mit Resten der Fussplatte. *b*. Mit Schmelz überzogenes Dentin.

Fig. 24. Zahn von Otodus apiculatus nach Agassiz.

Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen.

Von

Dr. A. C. Bernays

aus St. Louis. Mo.

Mit Tafel XXXII u. XXXIII.

Die Entwicklung der Atrioventricular-Klappen im Herzen des Menschen und der Säugethiere ist bisher nur von wenigen Autoren zum Gegenstande der Bearbeitung gemacht worden. Die bisherigen thatsächlichen Angaben darüber sind nur ganz beiläufige, welche von den betreffenden Autoren als nebensächliche Beobachtungen, meistens ohne directen Zusammenhang mit ihrem Hauptthema niedergelegt wurden, soweit erklärende, sind sie ohne Mittheilung der nöthigen Grundlagen gegeben.

Die Behandlung der Frage nach der Genese der Atrioventricular-Klappen zerfällt naturgemäss in zwei Theile, deren erster die Entwicklungsgeschichte der Klappen zum Gegenstande der Untersuchung hat, während der zweite eine Erklärung der durch die Lösung des ersten gefundenen Thatsachen fordert. Die erste Frage lässt sich durch die Untersuchung einer Reihe von Säugethierembryonen entscheiden, während der Beantwortung der zweiten nur durch vergleichende Studien an niederern Wirbelthieren näher zu treten ist. Meine Arbeit habe ich demgemäss in zwei Theile gesondert: einen Beschreibenden (ontogenetischen) und einen Erklärenden (phylogenetischen). Diesen beiden füge ich einen kurzen dritten an, welcher eine Verwerthung der gefundenen Resultate für die Deutung bisher theils unverständlicher, theils noch unbekannter Befunde am Herzen des erwachsenen Menschen enthält.

Herr Geh. Hofrath Dr. Gegenbaur hat mich zu dieser Arbeit angeregt und mir jederzeit mit seinem Rathe zur Seite gestanden, so wie mich durch das in liberalster Weise gebotene Untersuchungsmaterial unterstützt, wofür ich ihm hiermit meinen innigsten Dank ausspreche.

Historische Einleitung.

Die ersten, die Entwicklung der Klappen behandelnden Untersuchungen verdanken wir C. E. v. Baer. (Entwicklungsgeschichte der Thiere, I. Bd. pag. 113.) Seine Beobachtungen beziehen sich auf den 8. bis 10. Tag der Bebrütung des Hühnchens. Er sagt: »In der rechten Herzkammer sieht man die muskulöse Klappe sehr deutlich, so wie auch die übrigen Kläppchen des Herzens und die isolirten Muskeln sich unterscheiden lassen.«

Allen Thompson (Entwicklung des Gefässsystems im Foetus der Wirbelthiere. Edinburgh New philosophical journal. Vol. IX. 1830 gibt über die Klappen an: »Bevor die Vereinigung der Septa stattgefunden hat, während die vier Höhlen, aus denen das Herz besteht, noch frei mit einander communiciren, sind die Klappen der Atrioventricular-Ostien theilweise gebildet. Bei der Gans bestehen diese Klappen am 6. Tage aus zwei Falten der inneren Wand des Vorhofs, welche in den Ventrikel herabhängen, eine an dem vorderen, die andere an dem hinteren Rand der Oeffnung. Indem die Entwickelung fortschreitet und es zur Vereinigung der Septa kommt, wird jede der herabhängenden Platten in zwei getheilt und es bleibt jederseits die Hälfte um die Klappen zu bilden.«

Rathke beschreibt in seiner Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839, pag. 99, die Bildung der Atrioventricularklappen zum erstenmale etwas genauer. Er hat beobachtet, dass zu der Zeit, in der die Kiemenspalten sich wieder schliessen, innerhalb des Ventrikels, neben der venösen Oeffnung desselben sich zwei Klappen bilden, indem an der bezeichneten Stelle die innere Haut des Ventrikels etwas stärker anschwillt. Diese Anschwellungen stellen zu Ende seiner zweiten Periode, nachdem sich die Kiemenspalten wieder geschlossen haben, zwei gleich hinter dem Canalis auricularis befindliche und einander gegenüberliegende, beinahe halbmondförmige Erhöhungen dar, deren convexe oder längere Seite gegen die grössere Krümmung des Ventrikels hingekehrt ist. Mit ihnen hängen Muskelstränge zusammen, welche der Ventrikelwand ihrer ganzen Länge nach anliegen.

Diese werden gegen das geschlossene Ende des Ventrikels zu viel dicker als gegen die erwähnten angeschwollenen Stellen, verbinden sich zum Theil mit einander, ehe sie diese erreichen und scheinen in der Nähe derselben schon gegen das Ende der zweiten Periode in Sehnenfasern überzugehen. Auch lösen sie sich zum Theil jetzt schon, während die beiden Klappen sich mehr erheben, in deren Nähe von den Seitentheilen der Ventrikel los, so dass sie an dünnen Stellen kurze, zarte Fäden darstellen.

Ecker gibt (Icones Physiologicae, 1851—59. Leipzig, Tafel XXX. Fig. XXII) in einer Abbildung von einem $5^1/_2'''$ langen menschlichen Embryo auch eine Klappendarstellung. Die einfache Vorhofshöhle ist von oben her gespalten und man erblickt von ihr aus in der Mitte die Basis der Kammer von dem einfachen Ostium atrioventriculare durchbrochen. Im erklärenden Texte heisst es: »Die Oeffnung ist von einen Wall, Limbus, umgeben, wenn sie geschlossen ist, ungefähr vierlippig.« Das Septum ventriculorum ist gerade in Form eines Balkens angelegt, der sich in einem nach links concaven Bogen gegen den Truncus arteriosus, die Vorderwand und Spitze der Kammer hinzieht.

Kölliker (Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere 1861, pag. 403) verweist auf Ecker und beschreibt die Gestalt der primitiven venösen Ostien als einfache Spalten; er sagt, die beiden Lippen, welche jede Spalte begrenzen, sind die ersten Andeutungen der venösen Klappen und man sieht bei der Untersuchung der Kammerhöhle, dass die Ränder derselben schon um diese Zeit mit Muskelbalken der Kammerwand in Verbindung stehen. Ferner bemerkt derselbe Autor, dass sich diese Klappen erst im dritten Monate bestimmter ausbilden.

Lindes (Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Herzens. Inaugural-Dissertation, Dorpat 1865) kommt in seinen Untersuchungen über die Theilung des primitiven Ostium atrioventriculare zu dem Resultate, dass dieselbe, durch eine Annäherung der Atrioventricularlippen aneinander, in ihrer Mitte eingeleitet und dadurch vollendet wird, dass die Septa sich von oben und unten entgegenkommend, an dieser Stelle zusammentreffen.

Gegenbaur (Grundzüge der vergl. Anatomie, 2. Auflage 1870 [erschienen 1869], pag. 837 und Grundriss der vergl. Anatomie 1874, pag. 640. Leipzig. W. Engelmann) verdanken wir die eingehendste Darstellung der Klappenentwicklung. Ich führe seine darauf bezüglichen Angaben im Folgenden wörtlich an. »Wichtige Veränderungen

bieten die Atrioventricularklappen, an deren Stelle niemals jene häutigen Duplicaturen, die bei Fischen, Amphibien und auch noch bei Reptilien fungirten, vorkommen. In sehr frühen Zuständen zeigen die Ventrikel bei verhältnissmässig kleinem Binnenraume ihre Wand aus demselben spongiösen Muskelgewebe gebildet, wie wir es von den Fischen bis zu den Reptilien hin bleibend antreffen. Allmälig verdicken sich die Balken und ein Theil davon geht in die compactere Herzwand über. Der mehr nach innen zu verlaufende, das Lumen des Kammerraums begrenzende Theil dieses Balkennetzes, welcher am Umfange des venösen Ostiums inserirt, lässt in der Umgrenzung des Ostiums das Muskelgewebe schwinden, so dass die Muskelbalken dort in eine am Ostium entspringende Membran übergehen. Dieser bei den meisten Säugethieren vorübergehende Zustand bleibt bei Ornithorhynchus in der rechten Kammer bestehen. Von der Ventrikelwand entspringende Muskelbalken gehen in eine membranöse Klappe über. Bei den Uebrigen leitet dieser Zustand zu anderen Differenzirungen. Die Muskelbalken ziehen sich noch weiter gegen die Kammerwand zurück und bilden dort die sogenannten Papillarmuskeln, die mit Sehnenfäden Chordae tendineae an die nunmehr rein membranöse Klappe herantreten. Von dem übrigen Balkennetze bleiben nur die den Wandungen der Kammer angelagerten Trabeculae carneae zurück. Die Atrioventricularklappen sind somit, sammt den Chordae tendineae, Differenzirungen eines Theiles des ursprünglichen muskulösen Balkennetzes, und der von ihnen umschlossene Raum entspricht dem Hauptraum der primitiven Kammer.«

Die letzte Arbeit, welche unser Thema behandelt, ist F. J. Schmidt's: Bidrag til Kunskaben om Hjertets Udviklingshistorie. Nordiskt medicinskt Arkiv. Band II. Nr. 23. 1870.) Der Verfasser untersuchte menschliche Embryonen aus der siebenten und den folgenden Wochen der Fötalzeit, sowie Rinds- und besonders Schafsembryonen, und zwar meistens mit der Loupe und nur mitunter mittelst des zusammengesetzten Mikroskops. Seine Arbeit nimmt zur Grundlage die Angaben von His[1] über die früheste Entwicklung des Herzens. An diese anschliessend schildert er nun den Entwickelungsgang

[1] Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig. 1868. His macht keine Angaben über die Entwickelung der Klappen selbst. Er sagt nur die Knickungen des Herzschlauchs seien bestimmend für die Lage der Klappen und dieselben seien Duplicaturen des Endothelrohrs.

folgendermassen: »Von der Herzspitze beginnend wird das Endothel, welches sich nach His zwischen die Muskelbalken in die Hohlräume der schwammigen Herzwand eingestülpt hat, allmälig ausgespült und ausgeglättet. Von hier aus setzt sich dieser Process gegen die Atrioventricularostien hin fort. Es bleiben aber an diesen Ostien Endothellappen hängen, welche zuletzt als echte Klappen persistiren. Diese Segel behalten jedoch ihren ursprünglichen Zusammenhang mit den stärkeren Balken, welche die Zersplitterung der inneren Muskelschichten hervorgebracht hat. Aus diesen Balken gehen die künftigen Papillarmuskeln hervor. Die Verbindung zwischen dem Klappensegel und dem Papillarmuskel entsteht also nicht durch ein späteres Zusammenwachsen, sondern war schon vorhanden von der Zeit an, als der Zwischenraum zwischen Muskelwand und Endothelrohr (His ausgefüllt wurde.« Ueber histologische Differenzirungen macht Schmidt nur sehr dürftige Angaben.

I.

Eigene Untersuchungen.

Zur Untersuchung stand mir eine Anzahl menschlicher Embryonen, von der achten Woche an bis zum ausgetragenen Kinde, sowie ziemlich vollständige Reihen von Rinds- und Schweinsembryonen zu Gebote. Den grösseren Theil derselben verdanke ich den Herren Geh. Hofrath Gegenbaur und Prof. J. Arnold. Die Embryonen wurden, je nach ihrer Grösse und so frisch als möglich, 6 bis 24 Stunden in einprocentige Chromsäurelösung gelegt. Aus der Chromsäurelösung wurden sie in absoluten Alkohol übertragen. Das Färben geschah, nach vollkommener Reduction der Chromsäure, in ammoniakalischer Carminlösung. Für das Herz sowie die kleinen Embryonen erwies sich die von A. Rosenberg empfohlene bequeme Färbung in toto vollkommen ausführbar. Bei den grösseren war eine Einzelfärbung der Schnitte nöthig. Zur Einbettung wurde die von Bunge erfundene Talg-Eiweissmasse benutzt. Die Mehrzahl der Präparate wurde in ihrer ganzen Ausdehnung in continuirliche Schnittserien zerlegt. Die Schnitte wurden in der gewöhnlichen Weise mit Nelkenöl aufgehellt, in Canadabalsam eingeschlossen und der Reihe nach numerirt. Aus diesen Serien konnten sowohl die makroskopischen Verhältnisse combinirt, als auch Objecte für die histologische Untersuchung gewonnen werden. Einzelne Objecte wurden zum Zwecke des histologischen Details in indifferenten Flüssigkeiten, oder

in verschiedenen macerirenden Reagentien untersucht. Die Zeichnungen fertigte ich mit Hülfe des Oberhäuser'schen Prisma; von den meisten wurden nur die Umrisse auf diese Weise angelegt, von anderen aber auch die Darstellung der histologischen Anordnung auf diesem Wege gewonnen.

Die ganze Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen theile ich zur besseren Uebersicht in vier Stadien. Gerade diese Zahl schien mir am naturgemässesten, weil sich vier sehr differente Zustände, sowohl entwickelungsgeschichtlich wie vergleichend-anatomisch, unterscheiden lassen.

Erstes Stadium.

Die jüngsten Embryonen, welche mir zur Untersuchung dienten, waren vom Rinde. Sie hatten im gekrümmten Zustande eine Länge von 1,2 bis 1,6 Cm.[1]). Das Herz misst von der Spitze bis zur Basis bei ausgedehnten Vorhöfen etwa 3 Mm. und seine Dicke circa 2,4 Mm. Zur allgemeinen Orientirung über die Ausbildung dieser Herzen bemerke ich nur, dass bei den jüngsten (1,2 Cm.) das Septum ventriculorum eben angelegt ist, dass dagegen bei den älteren (1,6 Cm.) die Ventrikel vollkommen gesondert sind. Dieselben sind schon äusserlich durch eine Längsfurche unterscheidbar. Die beiden Herzohren umfassen den Truncus arteriosus noch nicht. Aorta und Pulmonalis sind schon getrennt, dagegen stehen die beiden Vorhöfe noch in weitoffener Communication; nur die sehr grosse Valvula Eustachii bildet von der hinteren Wand aus ein partielles Septum.

Bei schwacher Vergrösserung sieht man an einer Serie von Längsschnitten solcher Herzen die Kammerwand von vielen kleinen Hohlräumen durchsetzt, welche sich nach der Peripherie zu etwas verjüngend sich fast bis unter das Pericard erstrecken. Diese Hohlräume hängen ausnahmslos mit der Ventrikelhöhle zusammen und stellen sich wie Ausbuchtungen derselben dar. Im Allgemeinen ist ihre Anordnung keine regelmässige, doch erkennt man, dass die meisten eine Richtung einhalten, welche radiär von der Herzhöhle zur Peripherie verläuft. In ihrem Verlaufe sind sie mannigfach ge-

[1]) Nachdem ich meine Arbeit abgeschlossen, erhielt ich durch die Güte des Herrn Dr. Thoma einen jüngeren Rindsembryo (0,6 Cm.), an welchem sich noch keine Differenzirungen am Ostium zeigten. Es waren die Ventrikel nur als verdickte Stellen am Herzschlauch nachzuweisen, in welchem sich noch keinerlei Klappen angelegt fanden.

wunden, zum Theil auch communiciren sie mit einander. Ihre Verzweigung geschieht in eleganten Bogenlinien und nur selten lassen sich winkelige Knickungen nachweisen. Die Durchmesser der Hohlräume verhalten sich zu denjenigen des sie begrenzenden Balkengerüstes wie 1 : 2 bis 3. Die letzten Ausläufer derselben sind ziemlich regelmässig (Fig. 1) rechtwinkelig zur Herzoberfläche gestellt, wodurch auf den Schnittbildern ein Aussehen bedingt wird, als ob von der äussersten Muskelschicht der Herzwand kleine zottenartige Papillen in die Hohlräume hereinragten. Die Balken begrenzen nun die Zwischenräume der eben beschriebenen Hohlräume vollständig, so dass der Verlauf derselben einer näheren Beschreibung nicht bedarf. Anführen jedoch will ich, dass dieselben im Septum ventriculorum, sowie in der unmittelbaren Nähe der Herzhöhle, eine mehr gestreckte Richtung in der Längsaxe des Herzens verfolgen (Fig. 1, Fig. 2). Gegen die Oberfläche der Kammerwand setzt sich das Balkennetz direct in eine Schicht gestreckt verlaufender, dem Pericard zunächst liegender Züge fort. Diese bilden die Grundlage, von der aus das schwammige Gewebe der Kammerwand sich gegen die Ventrikelhöhle erstreckt (Fig. 1 *Ass*, Fig. 10 *Als*). Die Herzhöhle ist in Folge der reichlichen Ausbuchtungen und Recesse, welche mit ihr zusammenhängen, von sehr unregelmässiger Form und geringer Ausdehnung. Die linke Ventrikelhöhle ist grösser als die rechte und erstreckt sich, wie auch später, weiter als diese gegen die Herzspitze. Die Ventrikel enthalten immer etwas Blut, während dieses sich nur seltner in grösseren, gar nicht in den kleineren Ausbuchtungen findet. Die hier gefundenen Blutkörperchen erweisen sich ausnahmslos als kernhaltig.

Das primitive Ostium atrioventriculare ist eine beinahe quere Spalte, welche von zwei sich gegenüberliegenden regelmässig halbmondförmigen Vorsprüngen begrenzt wird. Ich will auf diesen Zustand, weil er mir nur an einem einzigen Embryo zur Anschauung kam, nicht näher eingehen und wende mich zur Beschreibung der Klappenentwickelung, nach der Theilung des Ostiums, welcher Theilungs-Vorgang von Schmidt l. c. genauer beschrieben ist.

Die Ostia atrioventricularia sind spaltenähnliche enge Oeffnungen; das rechte ist weiter als das linke. An letzterem liegt der längste Durchmesser von vorn nach hinten, am rechten ist dieses nicht so ausgeprägt, da der Querdurchmesser fast eben so lang wie der Längsdurchmesser ist und das Ostium eine unregelmässigere Form annimmt. In die Querfurche des Herzens schiebt sich zu dieser Zeit schon ein Fort-

satz des pericardialen Ueberzugs tief zwischen Vorhof und Ventrikel herein, so zwar, dass derselbe fast bis an die Ostien heranreicht. Man sieht im äusseren verdickten Theil dieses Fortsatzes bei *Vc.* Fig. 1) jetzt schon ein Blutgefäss und einen Nervenstamm verlaufen (Vas et Nerv. coron.). Der innere Theil, welcher sich um so mehr verjüngt, je weiter er hereinragt, verliert sich schliesslich in dem intermusculären Bindegewebe. Man sieht sehr deutlich, dass dieser Fortsatz des pericardialen Ueberzugs nirgends bis an die Ostien tritt oder mit dem Endocard zusammenhängt.

An den Ostien finden sich folgende wichtige Verhältnisse. Am linken Ostium existiren zwei sich gegenüberstehende, wulstige, dem Endocard angehörige Verdickungen, welche in der Höhe des Sulcus transversus liegend, von der angrenzenden Muskulatur gewebich scharf getrennte Gebilde sind (Fig. 1 *V*). Ihre Gestalt erscheint fast regelmässig halbmondförmig. Sie ragen in der Mitte des Ostiums in Form zweier, vorn und hinten an ihrer Basis mit einander verschmolzener Vorsprünge frei in das Lumen des Ventrikels herein. Der laterale Vorsprung ist etwas dicker als der mediale; er ist mit ziemlich breiter Basis an der lateralen Ventrikelwand befestigt, springt $^1/_3$ Mm. tief in die Ventrikelhöhle vor und ist an seinem freien Rande abgerundet. Der mediale Vorsprung ist dünner, aber länger als der laterale, sein freier zugespitzter Rand ragt etwas tiefer in den Ventrikel herein, während seine Basis, welche schmäler als die des äusseren Vorsprungs ist, an das Septum ventriculare und die Aorta sich anheftet. Nach rechts lässt er sich continuirlich durch das Septum hindurch bis in den ihm gegenüberliegenden Septumvorsprung der rechtseitigen Atrioventricularklappe verfolgen, derart, dass man auf den betreffenden Schnitten diese Vorsprünge des linken und rechten Ventrikels gewebich miteinander im Zusammenhang sieht (Fig. 1 *Z*). Dieses Verhalten findet seine Erklärung in der Thatsache, dass die beiden Septa atriorum et ventriculorum sich nicht ganz berühren, weil die Trennung der Ostien durch das Verwachsen der Vorsprünge schon geschehen ist, ehe die Septa sich an dieser Stelle entgegentraten. Lindes l. c. meint, dass die Atrioventricularlippen sich nur einander nähern. Ein Blick auf meine Fig. 1 lehrt aber, dass jedenfalls eine vollständige Verschmelzung stattgefunden hat. Die Beziehungen dieser primären Klappen zu dem Balkennetze der Ventrikelwand sind in diesem Stadium nur sehr unbedeutende. Die Verbindung der Klappenbasis mit der Muskelwand des Herzens wird durch Bindegewebe vermittelt und nur wo sich diese beiden halb-

mondförmigen Klappen mit einander verbinden, sind sie mit der Ventrikelmuskulatur durch Verschmelzung mit einigen Bälkchen in innigerem Zusammenhang (Fig. 1 *S* vent. dext., welcher an dieser Stelle getroffen ist).

Die Klappen des rechten Ventrikels zeigen in den Hauptpuncten genau dasselbe Verhalten wie die des linken. Geringe Differenzen werden durch die abweichende Anzahl der einzelnen Vorsprünge bedingt, die, wie ich finde, zu dreien an der Klappenbildung theilnehmen oder dieselbe vielmehr einleiten. Von diesen drei Vorsprüngen sitzt der eine medial am Septum, während die beiden anderen lateral, der eine mehr vorn, der andere mehr hinten am Ostium, ihren Ursprung nehmen. Dieses Verhalten ist jedoch nicht regelmässig, manchmal ist der vordere laterale Lappen sehr klein, oder nur durch einen seichten Einschnitt vom hinteren getrennt; jedenfalls entsprechen die beiden lateralen zusammen nur einem einzigen Vorsprunge. Gemäss ihrer Anordnung und semilunaren Gestaltung wird für diese Vorsprünge eine Function, ähnlich jener der Taschenventile, anzunehmen sein. Es empfiehlt sich hier gleich die Stellung auseinanderzusetzen, welche die Angaben anderer Autoren zu der obigen einnehmen. Ecker l. c. gibt eine kurze Bemerkung über das noch einfache primitive Ostium, beim menschlichen Embryo von $5\frac{1}{2}'''=1{,}3$ Cm. Länge. Er sagt, die Oeffnung sei von einem Walle, Limbus, umgeben und wenn geschlossen, sei sie etwa vierlippig. Ein menschlicher Embryo dieser Grösse stand mir nicht zu Gebote, aber ein Befund beim Rinde ergab, dass das ungetheilte Ostium von zwei halbmondförmigen Vorsprüngen, welche einander gegenüberstehen, begrenzt ist. Nach der von Ecker gegebenen Abbildung würde es scheinen, als ob der die Ostien umgebende Wall überall von gleicher Höhe wäre. Dem ist aber nicht so. Es lässt sich zeigen, dass der Wall in zwei halbmondförmige Vorsprünge getheilt ist, die nur an ihren beiden Enden durch eine schmale Commissur in einander übergehen.

Kölliker's Beschreibung l. c. bezieht sich auf einen älteren Zustand (Fig. XXVII, Tab. XXX Ecker [9‴]), welcher etwa meinem zweiten Stadium entsprechen würde. Seine Angaben stimmen im Allgemeinen mit den meinigen überein, nur bemerke ich hier ausdrücklich, dass die Muskelbalken der Kammerwand um diese Zeit noch nicht mit den Rändern der Vorsprünge (Lippen Kölliker's) zusammenhängen, wie Kölliker meint, sondern, dass eben erst von

der Basis und den Seitentheilen aus solche Verbindungen sich auszubilden beginnen.

Die von Schmidt gegebene, in der Einleitung angeführte Auffassung der Klappenentwickelung, will ich hier nicht im Einzelnen widerlegen. Es beruht dieselbe grossentheils auf Hypothesen, denn Schmidt hat, auf unbestätigte Angaben von His fussend, seine Meinung entwickelt. Thatsächlich Neues zur Frage der Klappenentwickelung bringt Schmidt nur wenig. Er hat keinen Zustand beschrieben, in welchem die Klappen als reine endocardiale Vorsprünge beständen. Er gibt überhaupt keinen solchen Zustand zu, indem er behauptet, es bestehe ein primärer Zusammenhang zwischen dem Endothelpolster (puder) und der Muskelwand. Sein »puder« würde etwa den von mir beschriebenen halbmondförmigen Vorsprüngen entsprechen. Er sagt aber es hänge an seiner unteren Fläche vielfach mit dem Muskelnetze zusammen. Demnach muss angenommen werden, dass, da Schmidt sehr junge Embryonen untersuchte, an denen das Septum ventriculorum noch nicht ausgebildet war (Fig. 7 seiner Tafel), seine Untersuchungsmethode zu feinerer Beobachtung nicht ausreichte. Erwähnen will ich noch, dass Gegenbaur's Angaben, welche vor jenen Schmidt's erschienen, diesem unbekannt geblieben sind.

Bei starken Vergrösserungen erkennt man den Bau der Herzwand in diesem Stadium als einen ziemlich einfachen. Die Balken bestehen aus eng verschmolzenen, stark verästelten Zellen, wie Weismann[1] ähnliche im Froschherzen beschrieben hat. Die Zellensubstanz zeigt eine bei den einzelnen Zellen verschiedene Differenzirung. Man sieht nämlich in den einzelnen Zellen und ihren Ausläufern wesentlich der Längsrichtung folgende Reihen hintereinander angeordneter Körnchen. Wo diese Reihen zu mehreren nebeneinander liegen, verleihen sie den Zellen das Ansehen einer leichten Querstreifung. Ich beobachtete manche Muskelzellen, in denen sich nur an den Randtheilen der Ausläufer eine Reihe regelmässig hintereinander angeordneter Körnchen fand. Andere Zellen zeigten einen noch ganz protoplasmatischen Leib; nur die Enden der Ausläufer waren wie oben beschrieben differenzirt. Um den Kern herum findet sich immer noch undifferenzirtes Protoplasma, welches sich auch in die Zellenäste erstreckt (Fig. 7 *a*, *b*, *c*). Nicht alle Zellen jedoch sind verästelt, son-

[1] Archiv f. Anat. u. Physiol. von Reichert und Du Bois-Reymond 1861, pag. 43 und 44.

dern es kommen auch vollkommen unverästelte vor Fig. 8 *a*, welche hauptsächlich in der Mitte der grösseren, gerade verlaufenden Trabekel liegen. Die stark verästelten finden sich mehr da, wo das Balkennetz ein engmaschiges ist. Die Zahl der Ausläufer ist sehr verschieden; es kommen Zellen zur Beobachtung, die deren sechs und darüber haben Fig. 7 *b*, *c*). Auch sind die Ausläufer von sehr verschiedener Dicke und Länge. Die grossen, länglichen Kerne der Muskelzellen zeigen gewöhnlich ein deutliches Kernkörperchen und in dessen Umgebung mehrere kleine dunkele Körnchen. Nicht selten finden sich in einer Muskelzelle zwei, ja drei solcher Kerne, die dann immer nahe beisammen liegen. Es lässt sich an in verdünnter Chromsäurelösung gehärteten Präparaten, zwischen den einzelnen Muskelzellen, häufig eine helle doppeltcontourirte Grenze nachweisen, welche den Eindruck einer Kittsubstanz macht. Dieselbe zeigt sich als eine geschlängelt-verlaufende gelblich-glänzende Linie, die durch Carmin oder Anilinfarben nicht gefärbt wird [1]).

Die Muskelbalken sowie die ganze innere Oberfläche des Herzens, sind von dem Endocard bekleidet. Dieses besteht aus einer einfachen Lage platter, grosser Zellen, welche den Epithelformationen der Gefässe gleichen. Auf Schnitten durch das Balkengerüst der Herzwand sieht man um die einzelnen Muskelzüge herum eine feine Doppellinie, die in regelmässigen Abständen von verdickten Stellen unterbrochen wird. Die feinen Linien sind die Zellendurchschnitte, die Verdickungen deren Kerne Fig. 10 *c*. Das Protoplasma dieser Zellen ist fast homogen oder zeigt nur eine äusserst feine Granulirung. Ihr Kern ist gross und färbt sich leicht mit Carmin oder Hämatoxylin.

Das Pericard besteht in diesem frühen Stadium an den Vorhöfen und Ventrikeln aus einer sehr dünnen Lage von Bindegewebe (Fig. 10 *P*), das sich im Sulcus transversus cordis zu einer dicken, die Vasa coronaria etc. bergenden Schicht anhäuft. Auf diese Pericardschicht ist in diesem Stadium die Gefässverbreitung beschränkt. An der verdickten Stelle sind die sehr reichlichen Zellen gross, rundlich und zeigen einen deutlichen kleinen Kern. Zwischen den Zellen findet sich nur spärliche Intercellularsubstanz. Das Pericard schickt

[1]) Die Silber- und Goldbehandlung konnte ich, weil mir nicht genug Untersuchungsmaterial zu Gebote stand, nicht anwenden. Das wenige kostbare Material musste ich zum Zwecke des Schneidens härten.

keine Fortsätze zwischen die Muskelbündel der Herzwand, sondern geht ganz glatt über die Oberfläche hinweg (Fig. 10 *P*).

Durch das eigenthümliche Verhalten des Gewebes der Klappen gegen Färbemittel und Reagentien, zeigen sich jene als von den umgebenden Gebilden vollständig different. An Schnitten durch Herzen, welche nach der oben beschriebenen Methode gehärtet und gefärbt waren, zeigten sich die Klappen als gelbe, sehr solid gebaute Gewebstheile und waren durch diese Färbung vor den anderen Geweben ausgezeichnet. Die sie zusammensetzenden Formelemente gehen sowohl an der oberen als an der unteren Fläche der Lappen in das Endocard über und sind als Verdickungen des endocardialen Gewebes aufzufassen. Diese Zellen haben meistens die Gestalt langgestreckter Spindeln, es kommen jedoch auch alle Uebergangsformen bis zu runden Zellen ohne Ausläufer vor. Manchmal, doch selten, findet man eine Zelle mit mehreren Ausläufern, durch die sie mit anderen sich zu verbinden scheint. Die Kerne dieser Zellen sind kreisrund bis länglich oval. Um die Kerne herum findet sich noch spärliches Protoplasma, wogegen die Ausläufer der Spindeln eine mehr faserige Structur besitzen. Die Intercellularsubstanz, in welche die eben beschriebenen Zellen eingebettet sind, ist sehr derb, scheint auf den ersten Blick homogen, zeigt sich aber bei genauerem Zusehen ganz fein granulirt. In diese Grundsubstanz sind die Zellen in ziemlich grossen Zwischenräumen eingestreut, so dass auf dem Durchschnittsbilde immer ein breiteres Band dieser gelben Intercellularsubstanz zwischen je zwei Zellen zu liegen kommt. **Der oben geschilderte Zustand der Atrioventricularklappen ist also morphologisch dadurch characterisirt, dass dieselben rein endocardiale Vorsprünge sind, die keine Beziehungen zur Ventrikelmuskulatur besitzen.**

Zweites Stadium.

Die Begründung zur Unterscheidung dieses Stadiums ergibt sich aus den weiter unten zu beschreibenden Veränderungen, welche an den Atrioventricularklappen des vorigen Stadiums allmälig zur Erscheinung kommen. Die hier zur Untersuchung verwendeten Rinds- und Schweinsembryonen waren 2,0 bis 3,5 Cm. lang. Die Herzen derselben massen von der Basis bis zur Spitze 1,5 bis 5,6 Mm., in der Breite von 4,0 bis 5,5 Mm. bei einer Dicke von 3,0 bis 3,6 Mm. Aeusserlich zeigt sich das Herz etwas mehr gegen die Spitze zu ver-

jüngt und die grossen Arterien sind ganz von den Vorhöfen und Herzohren bedeckt, welch letztere einander sogar auf der vorderen Herzfläche überragen.

Die Herzwand bietet in diesem Stadium immer noch den früher beschriebenen schwammigen Bau. Es zeigt sich jetzt aber ein Ueberwiegen der Muskelbalken über die Hohlräume, welche durchschnittlich nur ein Viertel der Dicke der Muskelbalken haben. Die äusserste, dem Pericard zunächst liegende Schicht zeigt sich nun von ansehnlicherer Dicke. Die in dieser Schicht vorhanden gewesenen Hohlräume sind durch die wuchernde Muskulatur schon ganz zum Verschwinden gebracht. Im linken Ventrikel sieht man diesen Vorgang viel weiter vorgeschritten, so dass hier die solide, dem Pericard zunächst liegende Schicht der Muskulatur etwa doppelt so dick ist, als im rechten. Auf die compactere Schicht folgt nach innen zu, die Herzhöhlen begrenzend, eine noch von grösseren und kleineren Hohlräumen durchsetzte Schicht. Die compacte Hülle der Ventrikel ist auch jetzt noch dünn und verhält sich in ihrer Dicke zu der des mehr schwammigen inneren Theiles etwa wie 1 : 3. Die grösseren Hohlräume verlaufen meistens in der Längsrichtung der Herzwand. Dies gilt namentlich für jene, welche den Ventrikelhöhlen zunächst liegen. Aus dem Verhalten der Hohlräume lässt sich zum Theil auch auf das Verhalten der Trabekel schliessen. Die innersten Muskelbalken sind von der Herzwand entfernt, erscheinen ihrer Länge nach in die Höhle des Ventrikels wie vorgebaucht, und hängen nur noch an der Herzspitze und an dem Ostium atrioventriculare mit der Wand zusammen. Diese Balken verlaufen nicht einfach und unverzweigt, sondern gehen häufige Verbindungen untereinander ein. An der Herzspitze sind sie mehr bündelförmig vereinigt, während sie gegen das Ostium in divergirende Züge ausstrahlen. Am Ostium aber gehen die Züge wieder in die Herzwand über, unmittelbar unter der Stelle, an welcher die endocardialen Klappen entspringen. Das Septum ventriculorum zeigt eine grössere Dicke als früher, wobei sich seine Muskulatur schon beträchtlich solidificirt hat.

Die Herzhöhle ist jetzt scheinbar kleiner geworden, obgleich sie in Wirklichkeit in gleichem Schritte mit dem Herzen gewachsen ist. Diese scheinbare Verkleinerung beruht darauf, dass die eben beschriebenen innersten Balken der Muskelwand sich mehr isolirt haben und damit zugleich in's Lumen der Herzhöhle vorragen. Dieses Lumen stellt sich in dem Maasse enger dar, als die einander gegen-

überstehenden Balken sich näher rücken. Der nach aussen von den innersten Balken befindliche Raum erscheint dabei immer mehr als ein Theil der Herzhöhle. Die Ausbuchtungen des Endocards, welche im vorigen Stadium noch alle mit der Herzhöhle zusammenhingen, sind mit Ausnahme der grösseren, das frühere Verhältniss bewahrenden, bedeutend an Zahl reducirt. Ob dieser Zustand durch Wucherung der Muskulatur, oder durch sonstige Processe herbeigeführt worden, muss ich dahin gestellt sein lassen. In dem Sulcus transversus cordis ist das Pericard, wie wir schon im ersten Stadium sahen, nur zu einem dickeren Bindegewebsfortsatz angeschwollen, welcher sich gegen das Ostium zwischen die Muskulatur des Vorhofs und Ventrikels hineinschiebt. In diesem Bindegewebe verlaufen die zu stärkeren Gefässen ausgebildeten Vasa coronaria, welche schon die bekannten Hauptäste abgeben. Das Pericard ist jetzt beträchtlich dicker geworden; es besteht aus deutlich fibrillärem Bindegewebe, welches schwache Fortsätze in die compacte Muskelsubstanz sendet. Mit diesen Fortsätzen dringen jetzt kleinere Gefässe in die Kammerwand ein. Ich habe bereits oben auseinandergesetzt, dass die Ernährung der Herzwand im ersten Stadium noch ganz von innen her geschah, indem die Blutflüssigkeit durch die kleinsten Hohlräume bis fast unter das Pericard gelangte. Also wird erst in diesem Stadium das Innere des compact gewordenen Theils der Herzwand vascularisirt, mit welchem Vorgange die Rückbildung der blutführenden Hohlräume Hand in Hand geht.

Die Ostia atrioventricularia sind nun grösser geworden, ohne dass sie wesentliche Formveränderungen erlitten. An den Klappen beginnt jedoch ein weitgehender Differenzirungsprocess sich geltend zu machen, der jetzt beschrieben werden soll. Die im vorigen Stadium noch einzig den Klappenapparat repräsentirenden Vorsprünge sind nicht mehr in jener Weise erhalten. Ihre untere Fläche ist nämlich mit den zunächst befindlichen, aus der Kammer emporstrebenden Muskelbalken in Verbindung getreten. Oben wurde bereits geschildert, wie die innersten Trabekel sich mehr isolirt haben, jetzt sieht man ganz deutlich, wie sie durch diesen Vorgang immer mehr von der Peripherie gegen das Lumen vorrücken, welcher Vorgang mit einem Wucherungsprocess an der Ursprungsstelle der Trabekel aus der Herzwand verbunden ist. Gleichzeitig mit diesem Processe, welcher die Isolirung, oder besser die Differenzirung der innersten Schicht des Trabekelnetzes zu einem mehr selbstständigen Theile der Herzwand bedingt, bildet sich durch das allmälige Uebergreifen

der vorwachsenden Muskelbalken auf die untere Fläche der die Klappe vorstellenden Endocardvorsprünge zwischen beiden eine Verbindung aus. Der vordere Rand der Endocardklappen bleibt immer von den unter ihm übergreifenden Muskelbündeln frei und ragt wie eine Dachkante über die aufsteigenden Muskelbalken vor. Offenbar versieht der Vorsprung jetzt noch die Dienste eines Verschlussapparates, denn das unter ihm befestigte und wie ein weitmaschiges Sieb gebaute Balkennetz könnte allein das Regurgitiren nicht hindern. Die Klappen können aber nicht mehr als reine Taschenventile aufgefasst werden, weil die solchen zukommende grössere Freiheit hier durch die Verbindung mit den Muskelbalken gehindert ist. Das characteristische an diesem Stadium sind also die Beziehungen, welche sich zwischen den Endocardklappen und der Muskulatur der Ventrikel hergestellt haben. Der muskulöse Theil der Klappen ist hier noch der geringere, indem sowohl morphologisch wie physiologisch der vom Endocard gebildete Theil der Klappen als deren Hauptbestandtheil zu betrachten ist.

Die histologischen Veränderungen dieses Stadiums sind folgende: Die äussere solide Schicht der Herzwand zeigt sich aus längs und schräg verlaufenden Bündeln zusammengesetzt. Die Muskelzellen sind schmal und lang und laufen in zugespitzte Enden aus. Sie sind in dichten Zügen angeordnet. Ihre Substanz bietet in der Hauptsache eine leichte Querstreifung dar, während nur die oft zu mehreren vorhandenen Kerne in einem schmalen Protoplasmastreifen liegen. An manchen Stellen sieht man zwischen den Muskelzügen Reste des Epithels, welches früher die Hohlräume auskleidete und durch die schon oben beschriebenen Wachsthums-Veränderungen von der Herzhöhle abgeschnürt zwischen den Muskelbalken liegend comprimirt wurde. In der That zeigen sich auf Schnitten an manchen Stellen zwei deutliche Epithelzellenreihen, die dicht aneinander liegen. Neben diesem vollkommen zusammengedrückten Zustande kommen, von der Peripherie nach innen zu fortschreitend, alle Zwischenstufen bis zu den weiten Hohlräumen des ersten Stadiums vor. Hier sind nun zwei Möglichkeiten gegeben: Es können diese Epithelzellen persistiren und sich zu intermusculären Bindegewebszügen umwandeln, oder sie können durch Druck der wuchernden Muskulatur zum Schwinden gebracht werden. Ich glaube nach meinen Beobachtungen für die meisten Fälle annehmen zu dürfen, dass diese Zellen nicht zu Grunde gehen, sondern dass sie sich vermehren, Intercellularsubstanz

ausscheiden und als Bindegewebszellen fortbestehen. Zu dieser Ansicht führen mich Befunde bei etwas älteren Embryonen, wo man deutliche nicht mit dem Pericard zusammenhängende Bindegewebszüge zwischen den Muskelbündeln wahrnimmt. Diese Bindegewebszüge besitzen eine ähnliche Anordnung und Verlaufsweise, wie früher das die Hohlräume auskleidende Epithel. An einigen Stellen erschienen die Epithelzellen trüb und wie mit feinen Körnchen bestäubt. Hier handelt es sich vielleicht um wirkliche Atrophie mit Zerfall und Resorption der Zellen. Demnach kämen also beide Fälle vor, ich betone aber, dass der letztere mit Sicherheit nur selten beobachtet wurde.

Die Untersuchung des Gewebes der Klappen lehrt den oberen Theil derselben aus echtem Bindegewebe bestehend. Man erkennt dort sehr leicht spindelförmige und auch sternförmige in Fibrillen auslaufende Zellen, zwischen denen man auch noch rundliche, weniger differenzirte Zellformen wahrnimmt. All diese Formelemente liegen in einer deutlich fibrillären Intercellularsubstanz. Im ersten Stadium war die Intercellularsubstanz mehr homogen und der Gesammtcharacter des Gewebes noch nicht ausgesprochen. Jetzt kann hierüber keine Frage mehr bestehen. Man sieht auch hier wieder wie sich das Bindegewebe durch den oberen Theil des Septums direct von der Mitralis in die Tricuspidalis fortsetzt. Was die Verbindung der unteren Fläche der Klappe mit den Muskeltrabekeln betrifft, so gelangen hier zunächst zwei gleichartige Gewebselemente miteinander in Verbindung. Die Epithelzellen, welche die Muskelbalken umkleiden, kommen in directen Contact mit denjenigen der unteren Klappenfläche und man ist bald nicht mehr im Stande eine scharfe Grenze zu ziehen. Auf Längsschnitten durch das Herz sieht man, dass der obere, dem Vorhof zugewandte Theil der Klappe aus Bindegewebe, der dem Ventrikel zugekehrte aus Muskelgewebe besteht. Ich will hier hervorheben, dass nicht alle Schnitte durch die Klappen dieses Bild geben, denn der Muskelbeleg ist kein continuirlicher, da ja die Muskelbalken keineswegs in einer continuirlichen Linie an die Unterfläche des mehrbenannten Vorsprungs herantreten. Manche Schnitte treffen somit die Klappe an solchen Stellen, wo keine Muskelfasern mit ihr zusammenhängen. Der vom Endocard abstammende Klappentheil hat in diesem Stadium seine höchste Entwickelung erlangt. Wir werden sein ferneres Verhalten als ein mehr passives kennen lernen, um es zuletzt bei den ausgebildeten Klappen im rudimentären Befunde anzutreffen.

Drittes Stadium.

In diesem Stadium erreicht das Muskelgewebe im Klappenapparat seine grösste Ausbildung. Rindsembryonen von 3,5 bis 6 Cm., deren Herzen eine Länge von 4,5 bis 6,0 Mm. hatten, dienten als Untersuchungsmaterial für die folgenden Angaben[1]).

Die äussere solide Schicht der Herzwand hat auf Kosten des inneren spongiösen Theils noch bedeutend an Dicke zugenommen, so dass sie jetzt mehr als die Hälfte ihrer ganzen Dicke ausmacht. Da ich im nächsten Stadium sowohl Ventrikelwand als Ventrikelhöhle nochmals bespreche, gehe ich hier gleich zur Beschreibung des Klappenapparates über. Die nunmehr isolirten innersten Trabekel ordnen sich im linken Ventrikel zu zwei Gruppen an, welche anfangs aus noch sehr lose verbundenen Bälkchen bestehen, die durch viele Queräste mit einander zusammenhängen. Später erlangen die schon ziemlich isolirten Bündel von Trabekeln, indem sie unter gleichzeitigem Schwinden der Hohlräume massiver werden, eine grössere Selbstständigkeit, und heben sich damit schärfer von der übrigen Wandfläche der Ventrikelhöhle ab. Sie entspringen mit breiter Basis in der Nähe der Spitze des Ventrikels und ziehen sich, nur sehr allmälig dünner werdend, aufwärts gegen die Ostien hin. Ihre Spitze zerfällt in mehrere (6 bis 10) divergirende Ausläufer, welche als dicke Stränge eine kurze Strecke weit nach oben verlaufen. Man darf sich nicht vorstellen, dass diese conischen Bündel alle an die Klappen verlaufenden Trabekel umfassen, denn es gibt ausser ihnen noch viele andere kleinere Trabekel, die aber ganz ungeordnet ihren Verlauf bis zur Klappe verfolgen. Die normalen Trabekel ziehen nicht gestreckt unter dem nunmehr wulstförmigen Vorsprung weg, sondern gehen, ehe sie wieder in die Herzwand eintreten, in ein engmaschiges Geflecht über. Letzteres entsteht durch die Ausbreitung der einzelnen Stränge in fächerförmig divergirende Strahlen. Einige der stärkeren treten, ohne sich zu verästeln, in die Herzwand über und geben offenbar eine Stütze für die Klappe ab. Durch diese starke Betheiligung der Trabekel an der Klappenbildung kommt nun

[1]) Auch von menschlichen und Schweinsembryonen fertigte ich aus dem entsprechenden Stadium Schnittserien. Aber weil mir von diesen keine continuirliche Reihe von Entwickelungsstufen zu Gebote stand, ziehe ich es vor, der Beschreibung die Befunde beim Rinde zu Grunde zu legen. Die menschlichen und Schweinsembryonen dienten zur Vergleichung und Bestätigung.

ein Gebilde zu Stande, welches wir als Muskelklappe bezeichnen. Der Klappenwulst bildet in diesem Stadium eine an der Basis dünne Lage von Bindegewebe. Nur der freie Rand derselben erscheint jetzt wulstförmig und liegt an der am weitesten vorspringenden Stelle der Muskelklappe. Dieser Wulst hat eine auf dem Durchschnitte keilförmige Gestalt und zwar ist die Basis des Keils nach innen gerichtet, so dass die beiden einander gegenüberliegenden Wülste zweier Klappensegel an einander stossen und bei der Systole den Verschluss bewirken. Die Spitze des Keils läuft, immer dünner werdend, in das Endocard des Vorhofs aus (Fig. 2*W*).

In diesem Stadium ist der ganze definitive Klappenapparat im Wesentlichen schon vorgebildet. Wir erkennen in den zu conischen Bündeln angeordneten Trabekeln die Papillarmuskeln; in den aus ihnen sich fortsetzenden, immer noch muskulösen Strängen, die Chorden, die ich als chordae musculares, zum Unterschied von den späteren chordae tendineae bezeichnen will. Die Klappe besteht hauptsächlich aus den, wie oben beschrieben, differenzirten Theilen der Muskulatur. Der bindegewebige Theil der Klappe ist im Verhältniss zum muskulösen wenig fortgeschritten. Der Wulst allein hat sich etwas vergrössert, was für die Function der Klappe von Wichtigkeit ist. Durch die genauere Untersuchung der Herzwand ist zu constatiren, dass sie nun aus deutlich quergestreiften Muskelfasern besteht. Die einzelnen Elemente sind breiter geworden und zu dicht gedrängt neben einander laufenden, sowie vielfach sich durchkreuzenden Zügen angeordnet. Nur in den Papillarmuskeln und Chorden (Fig. 9) verlaufen die Muskelfasern genau in der Längsrichtung nebeneinander. In der Klappe behalten sie diese Anordnung bei, sind nur auseinander gewichen und zu einer dünneren Schicht ausgebreitet. Von den Klappen setzt sich diese Schicht unmittelbar unter den Ostien in die Ventrikelwandungen fort. Wo dieselbe in die äussere Herzwand eingeht verliert sie sich in der, unter dem Pericard verlaufenden Längsfaserschicht gegen die Herzspitze; wo die Klappen an dem Septum entspringen ziehen ihre Faserzüge mit dessen Längsfasern abwärts. So sehen wir den ganzen Klappenapparat, mit Ausnahme des Klappenwulstes am freien Rande und der damit im Zusammenhang stehenden, bereits unterscheidbaren dicken Endocardlage, aus Muskelgewebe bestehen und erkennen darin das characteristische für dieses Stadium.

Viertes Stadium.

Dieses Stadium beginnt mit der Rückbildung des Muskelgewebes der Klappen und Chorden, und endet mit dem bekannten Zustand beim Neugeborenen.

Für die früheren Stadien verfügte ich leider nur über eine spärliche Anzahl von menschlichen Embryonen, doch gestatteten mir dieselben die Uebereinstimmung der Befunde mit denen an Säugethierherzen zur Genüge zu constatiren. Da mir vom vierten Monate an menschliche Embryonen von vielen Altersstufen reichlich zu Gebote standen, so bezieht sich die folgende Beschreibung direct auf die Untersuchung menschlicher Herzen. Um aber Fehlerquellen möglichst auszuschliessen und eine fortlaufende Reihe von Bildern an derselben Säugethierspecies zu gewinnen, habe ich daneben Herzen von Rindsembryonen bis zum ausgetragenen Kalbe untersucht.

Dieses Stadium behandelt die Veränderungen, welche die Herzmuskulatur und der Klappenapparat in mehr als der Hälfte des gesammten Fötallebens durchmachen. Bei der Beschreibung können immer mehrere Altersstufen zusammengefasst werden, weil von jetzt an Monatelang die Verhältnisse mit Ausnahme einer stetigen Grössenzunahme sich annähernd gleichbleiben.

Die Herzwand besteht zum Beginne dieses Stadiums zu zwei Drittel aus compactem Gewebe. Der compacte Theil nimmt bis zur Geburt von aussen nach innen fortwährend zu, indem die Trabekel eine Vermehrung und Vergrösserung ihrer Elemente zeigen und dadurch die zwischenliegenden Hohlräume zum Verschwinden bringen. Dies ist nur die Fortsetzung eines in früheren Stadien schon beschriebenen Processes, der soweit fortschreitet, dass beim Neugeborenen nur noch eine mässig ausgebildete dünne Schicht netzförmiger Trabekel sich vorfindet. Der vom Septum gebildete Theil der Ventrikelwände, schon früher weniger von Hohlräumen durchsetzt, bietet im Anfang dieses Stadiums ein fast glattes Aussehen und verändert sich in dieser Beziehung während des ganzen Verlaufes nicht mehr viel. Ich bemerke, dass erst sehr spät in diesem Stadium (etwa im 6. bis 7. Monate) am oberen Theile des Septums die Ausbildung der pars pellucida septi beginnt; diese Stelle ist also nicht etwa eine mit der Entstehung des Septum zusammenhängende Bildung, sondern tritt erst nach vollständiger Entwickelung des durchaus muskulösen Septum auf (Fig. 3 *S*).

Durch die in den früheren Stadien wirkenden Differenzirungsprocesse sind an der Ventrikelhöhle wesentliche Veränderungen hervorgebracht worden. Ich greife zurück, indem ich erwähne, dass im ersten Stadium die Kammerhöhle fast gleichmässig von der spongiösen Muskelwand umgeben war. Nun aber sind die innersten Schichten dieser »Spongiosa« von der äusseren Herzwand isolirt worden, indem mit der Sonderung der Papillarmuskel und der Chordae musculares sich grössere Hohlräume zwischen beiden Theilen ausbildeten. Wir sehen in Folge dessen die Herzhöhle bedeutend vergrössert und Theile der Herzwand in die Herzhöhle hereingerückt, d. h. wir lassen jetzt den nach aussen von Papillarmuskeln und Chorden befindlichen Raum, der zwischen diesen Theilen überall mit der primitiven Ventrikelhöhle in Communication steht, als einen Theil der letzteren gelten. Daraus geht hervor, dass die ausgebildete Kammerhöhle keineswegs der primären Herzhöhle entspricht, sondern, dass nur der zwischen den Klappen und der innersten Chordenreihe liegende Theil derselben letzterer homolog sein kann. Gegenbaur hat dies Verhältniss der Herzhöhle schon in seinen »Grundzügen der vergleichenden Anatomie« l. c. angegeben, wo er von dem Säugethierherzen sagt: »Es ergiebt sich für die Räume der Kammern das eigenthümliche Verhältniss, dass nur der bei diastolischer Stellung der Klappzipfel von diesen und ihrer äusseren Sehnenfädenreihe umschlossene Raum dem Binnenraume des Fisch- und Amphibienherzens entspricht.«

Vom vierten Monate an zeigen einige der Trabekel an einer Seite einen scharf begrenzten weissen Streifen, der unmittelbar unter dem Endocard liegend sich von dem Muskelbalken durch seine Farbe deutlich abhebt. An anderen sieht man dieses weisse glänzende Gewebe die Hälfte derselben ausmachen. Wieder andere bestehen ganz aus demselben. Alle möglichen Zwischenformen kommen vor. Diese Erscheinung ist jedoch im Allgemeinen selten und man sieht oft am ganzen Trabekelnetz nur hie und da ein einziges derartig verändertes Bälkchen, welches immer dünner ist, als die benachbarten Muskelbälkchen. Es handelt sich hier um Vorgänge der Rückbildung des Muskelgewebes unter Auftreten von Sehnengewebe (siehe Fig. 3), auf welche Vorgänge ich bei Besprechung der Histologie des Klappenapparates weiter eingehen werde.

Das Pericard ist zum ausschliesslichen Träger für die grösseren Gefässe geworden, und diese haben nun allein die Ernährung des Herzens übernommen. Beim 6-monatlichen Fötus habe ich häufig Aeste der Arteria coronaria sinistra durch die Herzwand bis in die

Papillarmuskeln und Chordae verfolgt. Der pericardiale Fortsatz zwischen Vorhof und Ventrikel, in dessen dickerem, peripherem Theile die Kranzgefässe verlaufen, dringt bis an die Klappen als Träger der Gefässe für dieselben vor, und erscheint beim Neugeborenen in continuirlicher Verbindung mit den Klappen. Die Vereinigungsstelle zwischen Klappen und Pericardialfortsatz wird also sehr spät gebildet, sie entspricht dem »annulus fibrocartilagineus« der Autoren [1]).

Die Veränderungen des Klappenapparates in diesem Stadium sind sehr bedeutende; zuerst fällt eine beträchtliche Grössenzunahme der Klappen in die Augen. Dieselbe beruht auf sehr complicirten Wachsthumsvorgängen, die hier näher analisirt werden sollen. Wir constatiren vor Allem, dass die Klappe von ihrem Ursprunge, aus der Ventrikelwand herauswächst.

Man sieht ganz unzweideutig, dass der frei in das Lumen vorstehende Theil der Klappe keine Verlängerung erfährt, weil alle ihn constituirenden Theile ein constantes Verhältniss zu einander behalten. Er wird nur, durch von der Wand aus stattfindende Wucherung von Gewebe, mehr nach dem Centrum der Höhle vorgeschoben. An der unteren Fläche der Klappe sieht man häufig von der Ventrikelmuskulatur aus, Bündel sich vorstrecken; diese sind offenbar nur durch das Vorwachsen der Klappe mechanisch mitgezogen (Fig. 11 *Mf*). Ausserdem ist das weitere Vorstehen in die Ventrikelhöhle durch das Compactwerden der Ventrikelwände veranlasst, so lange nämlich die Wand noch spongiöse Structur hat, ist sie im Verhältniss zum Lumen sehr dick und nur ein Theil der Klappe ragt über das spongiöse Gewebe hinweg frei in die Ventrikelhöhle. Aus der Verschmelzung der ursprünglichen Vorsprünge mit dem Balkennetz der Kammerwand ist also durch diese Wachsthumsvorgänge das spätere Klappensegel (Fig. 3) entstanden.

Nach dem Vorgeführten ist durch den Entwickelungsgang der innersten Muskelschicht das Ventricular-Muskelgewebe mit der endocardialen Klappe in Verbindung getreten, aber nur an der unteren oder Ventrikelfläche der Klappen. Dagegen kommen aber auch an der Vorhofsfläche Muskelelemente vor, worüber in der Literatur sehr ab-

---

[1]) Dieser Zusammenhang der Klappen mit dem Annulus fibrosus ist bereits für den Erwachsenen früher von L. Joseph (Ueber die Klappen und Ringe des menschlichen Herzens. Virchow's Archiv, Band XIV, pag. 412) nachgewiesen worden.

weichende Angaben existiren. Der erste, der dieselben beschrieb, war Kürschner[1]. Er sah sie bei vielen Säugethieren und beim erwachsenen Menschen von der Vorhofsmuskulatur unter dem Endocard eine kleine Strecke weit auf die Klappe übertreten. Seine Angaben wurden vielfach bestritten; manche wollten dieselben nur für den Menschen nicht gelten lassen wie Reid[2], Theile[3]; andere läugneten ihr Vorkommen gänzlich, wie Donders[4]; noch andere gaben deren Bestehen zu, erklärten es jedoch für nicht constant, wie Baumgarten[5]. Bald jedoch wurden Kürschner's Angaben durch Müller, Rigot und L. Joseph l. c.[6], welcher letztere ohne Kürschner zu erwähnen, zu denselben Ergebnissen gelangte, bestätigt. Noch einmal bestritt Luschka[6] ihr Vorkommen, bis zuletzt Gussenbauer[7] ihr Vorhandensein bis zur Evidenz nachwies. — Bei meinen Untersuchungen habe ich dieselben constant gefunden. Beim menschlichen Fötus vom fünften Monate gehen sie nur bis an den Rand der Klappe, in den späteren Perioden des fötalen Lebens reichen sie mehr und mehr auf die Klappenoberfläche herein. Für die Befunde beim Erwachsenen kann ich nur Gussenbauer's Angaben bestätigen, der die Muskelschicht im Verhältniss zu den Klappen grösser findet, als bei dem Neugeborenen. Eine Deutung dieser Befunde ist bisher nur vom physiologischen Standpuncte aus versucht worden. Während die früheren der genannten Autoren sie mit der Function der Klappe in Zusammenhang brachten, hält man sie jetzt, ihrer geringen Mächtigkeit wegen, functionell von keiner Bedeutung. Vom Standpunct der Entwickelungsgeschichte aus erklären sich dieselben durch rein mechanische Wachsthumsvorgänge. Indem sich die Klappe, wie oben beschrieben, durch Wachsthum an ihrer Basis von der Peripherie aus vergrössert, zieht sie die hier mit ihr verschmolzene innerste Schicht der Muskulatur des Vorhofs und das diese bedeckende Endocard mit sich. Hiermit stimmt auch überein, dass die Ausdehnung dieser Muskellage jederzeit gleichen Schritt mit dem Wachsthum der Klappen hält, welches

---

[1]) Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. II. 1844. Artikel Herz und Herzthätigkeit. pag. 44.

[2]) Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. 2. 1839, pag. 589.

[3]) Sam. Thomas v. Sömmering. Vom Baue des menschlichen Körpers. Umgearbeit. von Theile. Band III. 2. Theil, pag. 26.

[4]) Physiologie des Menschen. 1856.

[5]) Müller's Archiv. 1843.

[6]) Anatomie des Menschen. 1863.

[7]) Sitzungsberichte der k. k. Academie der Wissenschaften in Wien. Band 57, Abtheilung 2. 1868.

auch noch nach dem Fötalleben hauptsächlich von der Basis aus geschieht.

Die Klappe wird von Anfang dieses Stadiums an, im Verhältniss zu ihren übrigen Dimensionen dünner. Den bindegewebigen Theil der Klappe sehen wir durch den Klappenwulst (Fig. 3 *W*) und seinen zu einem dicken endocardialen Lager gewordenen peripheren Theil repräsentirt (Fig. 3 *Ev*). Der Wulst befindet sich am freien Rande der Klappe in Form eines ungleichmässig dicken Saumes, welcher mit dem Endocard beider Klappenflächen zusammenhängt. In Folge seiner ungleichen Dicke und weil er an vielen Stellen in Knötchen vorspringt, hat dieser Saum eine wellenförmige Contour. Bei systolischer Stellung bieten die Klappen den Anblick ineinandergreifender Kammräder dar, indem die Knötchen einer Klappe sich in die Vertiefungen der anderen einlegen [1]). Diese Knötchen findet man auch beim Neugeborenen im freien Klappenrande (siehe unten). Der untere im vorigen Stadium muskulös gefundene Theil der Klappe unterliegt jetzt wesentlichen Veränderungen, die auf gewebliehen Differenzirungen beruhend, erst später beschrieben werden.

Die Papillarmuskeln sind im Allgemeinen schon wie beim Erwachsenen angeordnet, hängen aber noch in relativ grosser Ausdehnung mit den Trabekeln zusammen. Man sieht zwischen ihnen Muskelzüge, welche die benachbarten Papillarmuskeln verbinden: auch gehen von ihnen nicht wie später nur Chordae an die Klappen, sondern sie geben theils muskulöse, theils sehnige Stränge nach allen Richtungen in die Herzwand ab. Aus diesem Verhalten geht hervor, dass die Papillarmuskeln immer noch nicht so isolirt und selbstständig sind wie beim Erwachsenen. Die Chorden sind anfangs sehr kurz und dick (Fig. 3 *C*). Ein ganzer Papillarmuskel zerfällt in seiner Spitze zuerst in zwei bis vier, alsdann durch weitere Theilung in etwa sechs bis zwölf Chorden, deren Länge sich zu der der Papillarmuskeln durchschnittlich wie zwei zu fünf verhält. Nun erkennt man makroskopisch dieselben Vorgänge der Gewebssubstitution, wie ich sie bereits oben Seite 497 bei den Trabekeln als hie und da vorkommend beschrieben habe. Dieselben sind hier nur viel häufiger und schon im Anfange dieses Stadiums an jeder Chorde, in einer oder der anderen von den dort angegebenen Formen nachzuweisen.

[1]) Da man selten Herzen findet, bei denen die Klappen in geschlossener Stellung gehärtet sind, bekam ich dies Bild, in eclatanter Weise, nur einmal zu sehen.

Allmälig gehen so aus den Chordae musculares die Chordae tendineae hervor. Je weiter die Chorden sich entwickelt haben, um so mehr sind sie in die Länge ausgezogen und in Folge der angegebenen geweblichen Differenzirungen verdünnt worden. Wie aus nebenstehender kleinen Tabelle ersichtlich, ist das Verhältniss der Länge der Chordae tendineae zu ihren Papillarmuskeln wie 1 : 1½ bis 2 : 3 bis 4. Dieses Verhältniss ändert sich nun allmälig, durch Längenzunahme der Chordae und entsprechende Verkürzung, respective Zurückziehung der Papillarmuskeln, bis beim erwachsenen Menschen die Muskeln und grösseren Chordae annähernd gleich lang geworden sind. Die Ursache der Vermehrung der Chordae [1]) in späteren Entwickelungsstadien, indem sich während des frühen Fötallebens nur wenige je einem Papillarmuskel angehörend finden, konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen, doch darf vielleicht die spätere Verbreiterung der Klappensegel als Grund einer weiteren Spaltung der Chorden angenommen werden.

An feinen Schnitten der Mus-

Tabelle zur Darstellung des Verhältnisses zwischen der Länge der Papillarmuskeln und der Chordae tendineae beim Neugebornen.

Neugeborne Kinder Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Mitralis	Chordae tendineae	Mm.	3½	4	4	3½	3½	4	4	3	3	3	4	5	4½	3½	4½	3	4½	3½	3½	4½	76
	Papillarmuskel	Mm.	9	9½	8	8½	10	11	9	7	7½	8	8½	10	10	9	10	9	11	10½	9	11	185½
Tricuspidalis	Chordae tendineae	Mm.	4	5	5	4½	5½	3½	4	4½	4	4	5	3½	4½	4	3	3½	4	4½	4	5	95½
	Papillarmuskel	Mm.	10	10	10½	10½	11	10	10	11½	10½	9	10½	8	11	9	8	10	10½	9½	7½	11	199

Im Durchschnitte ergibt sich somit das Verhältniss für die Mitralis, wie 1 : 2,44 wenn 1 als Länge der Chorda tendinea angenommen wird; für die Tricuspidalis wie 1 : 2,32.

[1]) F. T. Schmidt gibt entsprechend seiner Ansicht über die Klappenentwickelung an, dass die Chordae tendineae an der Verbindungsstelle zwischen Endothellappen und Muskelbalken sich entwickeln und dass jedes Bündel ursprünglich eine zusammenhängende Masse bildet.

kulatur der Kammerwand erkennt man im Anfang dieses Stadiums die Querstreifung der Muskelfasern deutlicher als bisher, doch noch klarer als diese springt ihre Längsstreifung ins Auge. Legt man einen Schnitt des gehärteten Herzens eines Neugeborenen kurze Zeit in einprocentige Kochsalzlösung, so lässt sich derselbe leicht zerzupfen. Auf diese Weise erhält man nicht selten schön isolirte Fasern, deren Fortsätze jedoch meistens abgebrochen sind. Einmal glückte es mir eine fast dendritisch verästelte Faser zu isoliren. Messungen an so behandelten Fasern ergaben, dass diese durchschnittlich etwa die doppelte Breite der Primitivbündel aus dem zweiten Stadium besitzen. Diese Breitenzunahme beruht auf einem wirklichen Wachsthume der Faser, welches wahrscheinlich derart stattfindet, dass von der im zweiten Stadium noch deutlich vorhandenen, die Kerne umschliessenden Protoplasmamasse mehr und mehr Primitivfibrillen differenzirt werden, die sich den schon vorhandenen anschliessen. Ausser diesem ist aber auch ein Längenwachsthum der Faser unverkennbar. An manchen auf die oben angegebene Weise isolirten Zellen vom sechsmonatlichen Fötus fand ich ein zugespitztes Ende, aus feinkörnigem Protoplasma bestehend, welches mit dem noch in der Faser enthaltenen zusammenhing und immer mehrere Kerne umschloss. Es lässt sich leicht denken, dass während das Protoplasma sprossenartig auswächst, von hier aus das Ansetzen von neuen Fibrillen stattfindet. Ich beschränke mich über diese Vorgänge auf das Gesagte, weil ein näheres Eingehen hierauf nicht im Zwecke meiner Arbeit liegt.

Ich wende mich nun zu dem oben erwähnten Substitutionsprocesse, welcher sich am leichtesten an den Chorden und Klappen verfolgen lässt. Auf Schnitten durch die Klappen von Embryonen aus dem vierten Monate sieht man auf der oberen Fläche eine Bindegewebslage, die jetzt viel dicker ist als früher, während sich die Muskellage an der unteren Fläche in demselben Verhältnisse verdünnt zeigt (Fig. 11 *BdL* und *Mf*). An den in der Hauptsache aus Muskelgewebe bestehenden Chorden zeigen sich meistens auf nur einer Seite unter dem Endocard Bindegewebsschichten, welche mehr oder weniger weit in das Innere reichen. Später tritt an den Chorden immer reichlicheres Bindegewebe auf, womit eine Reduction der muskulösen Elemente Hand in Hand geht. Das Bindegewebe entwickelt sich von den Zellenschichten des Endocard aus, mit dem es immer zusammenhängt und indem es gegen die Axe der Chorden fortschreitet, ersetzt es das in gleichem Maasse verschwindende Mus-

kelgewebe. Am Ende der Entwickelung ist das letztere vollkommen geschwunden, so dass beim Erwachsenen nur Bindegewebe nachweisbar ist[1]. Die Veränderungen dieses Bindegewebes sind sehr schwierig zu verfolgen. Ich constatire nur, dass wahres Sehnengewebe auftritt, welches sich in keiner Weise weder optisch, noch chemisch, soweit es mir möglich war letzteres zu untersuchen, von dem Sehnengewebe anderer Körpertheile unterscheidet[2]. Meine Beobachtungen erlauben keine sicheren Schlüsse auf die histologischen Processe, durch welche die Substitution des Muskelgewebes durch Sehnengewebe im Einzelnen bewerkstelligt wird. Sicher jedoch ist, dass an Stelle des früher fast ganz muskulösen Klappenapparates jetzt ein mit Ausnahme der Papillarmuskeln ganz bindegewebiger, respective sehniger, getreten ist.

Die Resultate meiner Untersuchung lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen: In ihrem frühesten Zustande sind die Atrioventrikularklappen in Form einfacher halbmondförmiger Vorsprünge an dem Ostium einander gegenübergestellt. Sie sind endocardiale Gebilde, zeigen keinerlei Beziehungen zur Ventrikelmuskulatur und bestehen aus jungem Bindegewebe, welches durch eine sehr resistente Intercellularsubstanz ausgezeichnet ist. Für diese hier zum erstenmale beschriebenen Klappenbildungen schlage ich die Bezeichnung primäre Atrioventricularklappen vor. Sie erhalten sich beim Säugethier nur sehr kurze Zeit in dieser Weise; bald findet man, dass Muskelgewebe von der Kammerwand auf die primären Klappen übergreift, indem sich gleichzeitig die innersten Schichten des Balkennetzes der Kammerwand mehr isoliren. Während dieser Process eine immer weiter fortschreitende Verbindung zwischen der Muskulatur der Kammerwand und den primären Klappen ausbildet, treten Letztere dem stark wuchernden Muskelgewebe gegenüber in den Hintergrund und bleiben schliesslich nur in der Gestalt des Klappen-

---

[1] Im dritten Theile dieser Abhandlung werden die Ausnahmen dieser Regel, Fälle bei denen die Chorden als noch ganz oder theilweise muskulöse Stränge sich erhalten haben, behandelt.

[2] Nach L. Joseph (l. c.) sind die Klappen als Ausläufer der Annuli fibrocartilaginei und die »Chordae tendineae als letzte Endigung der venösen Klappen zu betrachten, da sie aus derselben elastisch-faserknorpligen Substanz wie die Klappensegel bestehen und gleichen nicht in ihrer Structur den Sehnen aller anderen Muskeln, wie sie Gerlach beschreibt, der sie für die Sehnen der Papillarmuskeln ausgibt«. Dieser Angriff Joseph's auf eine richtige Angabe Gerlach's entbehrt jeder Begründung, um so mehr als die von ihm gegebenen Abbildungen nur willkürliche Schemata sind.

wulstes erhalten. Die Klappen bestehen nunmehr wesentlich aus dem der Herzwand entstammenden Muskelgewebe. Als weitere Differenzirung tritt ein Vorgang hinzu, der hauptsächlich auf einer Gewebssubstitution beruht. Von dem fast ganz muskulösen Klappenapparate übernimmt ein Theil die Hauptarbeit, indem an ihm das Muskelgewebe sich erhält und fortentwickelt, während ein anderer, zu einer mehr passiven Rolle bestimmt, das Muskelgewebe unter Auftreten von sehnigem Bindegewebe schwinden lässt. Der dem oberen Theile der Muskelklappe auflagernde Klappenwulst verschmilzt mit der bindegewebigen Umwandlung der Muskelklappe vollständig, so dass zwischen den beiden Theilen der Klappe bald keine Grenze wahrnehmbar ist. Der aus dieser Verschmelzung zwischen den primären Klappen und den bei weitem mächtigeren innersten Schichten der Ventrikelmuskulatur hervorgegangene Klappenapparat der Säugethiere und des Menschen ist also ein secundärer, dem bei vielen Säugethieren und dem Menschen noch Rudimente des primären in Form kleiner Knötchen des Klappenwulstes am freien Rande der Klappe anhängen. Indem ich mir erlaube den Gegenbaur'schen Satz (l. c.) über die Entwickelung der Atrioventricularklappen, mit den von mir aufgefundenen Thatsachen zu verbinden, lässt er sich folgendermassen formuliren: Die Atrioventricularklappen sind in ihrer ersten Anlage, halbmondförmige rein endocardiale Vorsprünge, welche sich erst secundär mit dem muskulösen Balkennetze der Kammerwand verbinden und hierauf in gleichem Maasse verkümmern, als der aus letzterer differenzirte, bleibende Klappenapparat sich ausbildet.

II.

Es liegen bis jetzt in der Literatur zwei Versuche vor, die Atrioventricularklappen vergleichend zu behandeln. Der erste derselben stammt von Gegenbaur[1] und behandelt hauptsächlich die Verhältnisse im rechten Ventrikel. Ein zweiter viel umfangreicherer ward von Sabatier[2], welcher das ganze Herz in den Bereich seiner Untersuchungen zog, gemacht. Ein wesentlicher Fortschritt über die

---

[1] Zur vergleichenden Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschrift für Medicin. Band II. 1866. pag. 375.

[2] Études sur le coeur dans la série des vertébrés. Montpellier et Paris 1873.

von Gegenbaur erkannten Verhältnisse an den Klappen ist in seiner Arbeit jedoch nicht zu finden, indem er zu denselben Schlüssen wie ersterer gelangte.

Durch die im vorstehenden Theile der Anatomie der Atrioventricularklappen zugeführten neuen Thatsachen erscheint hier eine kurze vergleichende Umschau gerechtfertigt, zumal dadurch verschiedene Befunde am Herzen von Wirbelthieren verständlicher werden.

Die Herzwand besteht bei Fischen und Amphibien aus einer spongiös sich darstellenden Schicht netzförmig verbundener Muskelfaserzüge. Im Centrum findet sich eine von jenem spongiös gebauten Gewebe deutlich begrenzte Herzhöhle, von welcher aus Hohlräume nach allen Richtungen zwischen die Räume des Muskelbalkennetzes zur Wand sich erstrecken. Bei Amphibien dringen diese Hohlräume bis unter das Pericard; bei vielen Fischen ist die äussere Schicht eine compactere. Auch bei Reptilien ist schon eine ziemlich dicke äussere compacte Muskellage ausgebildet, welche in allen Uebergangsformen bis zu dem bekannten Zustande der Säugethiere sich nachweisen lässt. Sehr bedeutend ist diese compacte Schicht bei Alligator lucius.

Besondere Beachtung verdient die Beziehung der Blutgefässe zur Herzwand. Diese Gefässvertheilung in der Herzwand hat in den niederen Wirbelthierklassen Hyrtl[1] genauer untersucht. Er fand bei den Amphibien das Herz vollkommen gefässlos und bei den Reptilien nur die äusserste solide Schicht der Ventrikelmuskulatur gefässhaltig. Bei den Fischen ist unter den Teleostiern wiederum die äussere Schicht vascularisirt, während Ganoïden und Selachier nun die Herzwand durchweg gefässhaltig zeigen. Ob demzufolge der Satz: »Die totale und partielle Gefässlosigkeit des Amphibien- und Reptilienherzens hängt von dem Grade des cavernösen Baues der Herzwand ab« allgemein begründet ist, möchte ich bezweifeln, denn bei den Selachiern ist der cavernöse Bau der Kammer sicher nicht weniger als bei Teleostiern ausgeprägt. Für die Säugethiere wissen wir, dass ihre Herzen in allen Schichten gefässhaltig sind, d. h. von den Art. coronar. gespeist werden. Es besteht also in der Wirbelthierreihe ein niederer Zustand, in welchem die Kammerwand des Herzens keine Gefässe empfängt; dann bestehen solche, in denen eine ganz allmälig erfolgende Gefässverbreitung in der Kammerwand nachweisbar ist.

[1] Vorläufige Anzeige der Entdeckung gefässloser Herzen. Sitzungsbericht der k. k. Acad. der Wissenschaften. Math. naturw. Klasse. 1858. VI. 33 pag. 372.

Endlich ist in einem ferneren Zustande die ganze Kammerwand gefässhaltig. In diesen Thatsachen zeigt sich nun eine Erklärung und Bestätigung der von mir im 1. Theile beschriebenen Verhältnisse der Ernährungsquellen in der Entwickelungsgeschichte des Säugethierherzens. Dort wurde gezeigt, dass zuerst eine ganz gefässlose Herzkammer besteht und wie dann allmälig von den Gefässen des Pericards aus, unter Solidification der Kammerwand, die Vascularisation erfolgt. Mit dieser Gefässentfaltung in der Herzwand prägt sich stufenweise eine Complication der Structur des Herzens aus, die ebenso in der Wirbelthierreihe erkannt wird, wie sie sich ontogenetisch in der Entwickelung des Säugethierherzens findet.

Die Atrioventricularklappen sind bei Teleostiern in der Regel (Gadus, Esox, Salmo) in Form zweier halbmondförmiger, bindegewebiger, dünner Taschenklappen vorhanden. Zwei Klappen stehen einander genau gegenüber und sind die einzigen Verschlussapparate des Ostium venosum der Kammer[1]. Sie bestehen aus sehr straffem Bindegewebe. Die Klappen im Bulb. arteriosus sind den eben beschriebenen Klappen in Form, Anordnungsweise und Structur vollkommen gleichartige Gebilde. Zwei ebensolche Klappen finden sich auch an dem Ostium zwischen Vorhof und Sinus venosus. Wir haben also im Herzen der Fische der Hauptsache nach drei mit Klappen versehene Stellen zu unterscheiden, und diese Klappen sind einander allgemein homolog. Bei jungen Selachiern kann man sich von ihrer Homologie am leichtesten überzeugen (Fig. 6 *K* und *KC*). Bei Amphibien sind die Atrioventricularklappen ebenfalls in der Form zweier dünner, bindegewebiger Taschen vorhanden. Sie sind jedoch dadurch etwas verändert, dass das Vorhofseptum von oben her das primäre Ostium in zwei theilt. Dass auch bei Rindsembryonen die erste Anlage der Atrioventricularklappen und der Arterienklappen ganz übereinstimmend ist, vermochte ich zu constatiren, musste aber aus Mangel an Zeit und Material den Verfolg der weiteren Entwickelung der Arterienklappen zur Seite lassen. Die obigen vergleichend-anatomischen Daten erscheinen mir von grosser Wichtigkeit für das Verständniss der primären Atrioventricularklappen der höheren Wirbelthiere. Nur durch sie wird es möglich eine einheitliche Auffassung der sehr

[1] Bei vielen Teleostiern, einigen Selachiern und Ganoïden finden sich von dieser Beschreibung abweichende, complicirtere Verhältnisse, welche hier nicht zu berücksichtigen sind.

differenten Apparate zu begründen. Denn wir vermögen nur in jenem primitiven Zustande den Ausgangspunct zu erkennen, von welchem durch allmälige Modification die complicirten Befunde der Atrioventricularklappen sich ableiten. Wenn wir also die Befunde mit einfachen endocardialen Vorsprüngen, membranöse Atrioventricularklappen bildend, als primäre betrachten, so sind Fische und Amphibien Repräsentanten dieser Einrichtungen.

Bei den Reptilien, von denen ich Alligator lucius als Vergleichungsobject wähle, sind die Atrioventricularklappen schon viel höher differenzirt. Gegenbaur l. c. hat von diesem Objecte die rechte Atrioventricularklappe sehr genau beschrieben und Brücke hat die physiologischen Beziehungen dieser Bildungen in höchst geistreicher Weise verständlich gemacht. Ersterer sagt (l. c. p. 376) von der Klappe: »Die das Ostium begrenzenden Ränder werden von zwei verschiedenen Theilen gebildet. Median von der bekannten membranösen Klappe, lateral dagegen von der Muskelwand der Kammer selbst, an der nur ein schmaler Hautsaum vorragt und zur Vergleichung mit einer zweiten, lateralen Klappenmembran Anlass geben mag. Es ist dieser Hautsaum gegen das mediane Klappensegel unansehnlich, sowie er auch gegen den muskulösen Theil, von dem er entspringt, als ein untergeordneter Abschnitt zurücktritt.« Die das Crocodilherz betreffende, beschreibende Literatur übergehend, will ich hier die Schilderung der Befunde des Herzens von Alligator lucius in Beziehung auf meine Untersuchungen in vergleichender Weise behandeln. Meine Beschreibung weicht kaum von der Sabatier's (l. c.) ab. Im linken Ventrikel finden sich zwei dünne halbmondförmige einander ganz gleich gebaute Klappen. Auf ihrer Unterfläche sieht man spärliche Muskelzüge verlaufen, welche weiter unten im Ventrikel ihren Ursprung haben. An dem von mir untersuchten Exemplare waren auch auf der membranösen Klappe des rechten Ventrikels einige Muskelfasern nachweisbar. Diese Befunde lassen sich nun durch Vergleichung mit den von mir gegebenen embryologischen Thatsachen in die kleinsten Details verstehen. Das Alligatorherz ist nur wenig weiter entwickelt als das Amphibienherz. Im linken Ventrikel beginnen eben nähere Beziehungen zwischen den primären Klappen und der Kammerwand sich auszubilden. An beiden Hälften der Klappen sieht man entlang der Basis schwache Muskelfaserzüge verlaufen, aber nur einige Linien auf den Anfang der Klappen übergreifen. Am lateralen Abschnitt der Klappe des rechten Ventrikels ist dagegen ein viel höher differenzirter Zustand nachzuweisen. Die

dort mit der primären Atrioventricularklappe verbundenen Muskellagen sind sehr mächtig und nur der schmale Hautsaum ist der Rest der primären Klappen, den ich oben als Klappenwulst bezeichnete, da er in jenem Zustande wulstförmig gestaltet ist. Das Alligatorherz würde demnach etwa meinem zweiten Stadium des Säugethierherzens entsprechen, mit Ausnahme des lateralen Abschnittes der Klappe im rechten Ventrikel, welcher schon höher differenzirt ist. Wenn ich die Vögel übergehe, so geschieht es, weil deren Gesammtorganisation, bei vieler Uebereinstimmung mit Reptilien, von jener der Säugethiere bedeutend divergirt und speciell die bei ihnen sich findenden Verhältnisse im Herzen zwar gleichfalls von jenen der Reptilien sich ableiten lassen, aber nicht zu jenen der Säugethiere direct verfolgbar sind.

Zum nächsten Vergleichungsobject wähle ich daher ein niederes Säugethier, Ornithorhynchus paradoxus. Ungeachtet zahlreicher über dieses Thier bestehender Untersuchungen ist das Herz desselben doch verhältnissmässig wenig genau bekannt. Meckel und Owen, die ersten Untersucher dieses Gegenstandes, fanden in dem rechten Ventrikel eine Muskelklappe und verglichen dieselbe mit der ähnlichen im Vogelherzen. Gegenbaur l. c. hat erst nachgewiesen, »dass hier keineswegs ein Uebergangsstadium vom Vogelherzen zu dem der Säugethiere vorliegt.« Das von mir untersuchte Ornithorhynchusherz war seiner Grösse wegen ein sehr günstiges Object; im rechten Ventrikel desselben sind zwei Klappen vorhanden, welche am hinteren Rand des Ostiums breit ineinander übergehen. Die laterale grosse Klappe besteht aus zwei deutlich getrennten Theilen, einem oberen dünnen bindegewebigen, auf welchen ein unterer sehr dicker muskulöser folgt. Der untere muskulöse Theil stammt von zwei Papillarmuskeln, deren einer, oberhalb der Herzspitze am weitesten nach vorn liegend, von ganz besonderer Dicke ist. Seine Muskelfasern strahlen, ohne zuvor in Chorden zu zerfallen, breit an der unteren Fläche der Klappe aus und bilden hier ein continuirliches dickes bis in die Kammerwand zurückreichendes Lager. Ein zweiter kleiner Papillarmuskel setzt sich weiter hinten an die Klappe an und verhält sich sonst genau wie der grosse. Fast die ganze Klappe erscheint somit muskulös, nur ihr freier Rand besteht aus Bindegewebe, welches sich continuirlich in das Endocard der Vorhofsfläche der Klappe fortsetzt. Die mediale Klappe ist viel kleiner als die laterale; mit ihr hängt nur ein ganz dünner Muskelzug zusammen, welcher auch an ihrer Unterfläche befestigt ist. Wesentlich besteht

sie aus Bindegewebe. Im linken Ventrikel dieses Herzens fand ich schon deutlich ausgebildete Papillarmuskeln, welche gleichfalls nicht in Chorden zerfallen. Sie sind aber an ihrem oberen Ende bindegewebig umgewandelt und breiten sich an der unteren Klappenfläche fächerförmig aus, ehe sie wieder in die Herzwand eintreten. Im rechten Ventrikel ist hier ein Verhalten zu constatiren, welches ich mit dem III. Entwickelungsstadium parallelisiren möchte, im linken Ventrikel dagegen passen die Verhältnisse schon eher zu einer Vergleichung mit dem IV. Stadium.

Die Klappen an den venösen Ostien der Crocodile repräsentiren einen Zustand, in welchem sich theilweise die ersten Beziehungen, theilweise auch etwas weiter fortgeschrittene Verbindungen zwischen den primären Atrioventricularklappen und der Kammerwand ausgebildet haben.

Bei den Monotremen ist der von der muskulösen Kammerwand gebildete Theil der secundären Atrioventricularklappen in entschiedenem Uebergewichte und schliesst damit den Klappenbefund näher an den ausgebildeten Zustand der übrigen Säugethiere.

III.

Reste embryonaler Zustände der Atrioventricularklappen am ausgebildeten Herzen des Menschen[1].

A. Regelmässig vorkommende Befunde.

1. Ausser den eigentlichen Trabeculae carneae kommen häufig Bälkchen vor, welche die Herzhöhle quer oder schräg durchsetzen. Sie können in allen Theilen des Ventrikels sich treffen, aber man findet sie am häufigsten im Spitzentheil des rechten Ventrikels, wo sie sich nach allen Richtungen kreuzen. An diesem Theile des Herzens hat sich auch der ursprüngliche schwammige Bau noch am vollständigsten erhalten. Diese Bälkchen sind theils sehnig, theils muskulös. Beim Rinde findet sich constant ein sehr dicker muskulöser Balken quer durch die Mitte des Conus arteriosus des rechten Ventrikels.

[1] Ausgeschlossen von diesen Betrachtungen sind alle Reste, welche nicht direct mit den Klappen oder der Herzwand zusammenhängen

Im rechten Ventrikel des Menschen fand ich zweimal starke, von der äusseren Wand her, schräg von unten nach oben in das Septum ziehende Balken, in denen, wie sich auf Schnitten zeigte, ein starkes Blutgefäss verlief. Diese Blutgefässe waren möglicherweise der Grund für das Weiterbestehen der starken Balken. Ueber die Deutung dieser freien Balken des Herzens kann kein Zweifel bestehen. Sie sind Reste der ursprünglichen schwammig-netzförmigen Kammermuskulatur und liegen immer nur an solchen Stellen, an welchen früher dieses Gewebe war. Man findet sie also nie an den Stellen, welche der primären Herzhöhle entsprechen.

2. In Cruveilhier's Traité d'Anatomie déscriptive[1]), wo von den Atrioventricularklappen gehandelt wird, heisst es »à la circonference libre de la valvule, qui presente quelquefois des petites nodules« etc. Albini[2]) hat später unter dem Namen der Noduli an den Atrioventricularklappen Neugeborener und Erwachsener[3]) offenbar dieselben kleinen knotigen Verdickungen, welche am freien Klappenrande zwischen dem Endocard der Vorhöfe und Ventrikelfläche liegen, genauer beschrieben. Er gibt an, dass an jeder Klappe sich 20 bis 30 solcher hirsekorngrosser Knötchen vorfinden. Nach ihm besteht jedes derselben aus einer Art Kapsel und einem Inhalte. Die Kapsel wird von den umliegenden Ausbreitungen der Chorden und dem Endocard gebildet und besteht aus einem dichten Netze von Bindegewebsfasern. Der Inhalt ist nach ihm auch nichts Anderes als Bindegewebe mit spindelförmigen Zellen und elastischen Fasern. Den Namen »Noduli«, hat er ihnen beigelegt, weil sie in ihrer Structur mit den bekannten »Noduli Arantii« der Semulinarklappen übereinstimmen.

Henle sagt von diesen Bildungen: »Ich kann diese Knötchen, die auch ich zuweilen, wenn auch nicht in solcher Ausdehnung gesehen habe, nur für krankhaft, für eine Art von Balggeschwülsten halten, die sich aus Faserstoffgerinnseln entwickelt haben mögen«[4]).

Im Allgemeinen kann ich die Angaben Albinis bestätigen. Nur in Bezug auf die Zahl der Knötchen bemerke ich, dass sie für die Regel zu hoch gegriffen ist. Im Klappensegel des Neugeborenen

[1]) Cruveilhier, Traité d'Anatomie déscriptive. 2de édition, Paris et Montpellier. 1849.

[2]) Wochenschrift der k. k. Gesellschaft der Aerzte in Wien. 2. Jahrgang 1856. Nr. 26, pag. 404.

[3]) Auf meiner Figur 5 sind dieselben am Rande der Mitralis zu erkennen.

[4]) Anat. d. Menschen. Band III. 1868. pag. 24.

fand ich durchschnittlich 6 bis 10 derselben deutlich ausgebildet. Beim Erwachsenen sind sie nicht so häufig; oft gelingt es nur einige kleine harte Knötchen am freien Rande aufzufinden. Dieselben bestehen hier aus sehr straffem zellenarmen Bindegewebe mit vielen elastischen Fasern. Die Kapseln Albini's sind nur die äussere Schicht der Knötchen und diese hängen mit dem umgebenden Gewebe überall und unmittelbar zusammen. Die Deutung dieses Befundes ist einleuchtend. Die Knötchen sind Theile des früheren Klappenwulstes, welche sich beim Neugeborenen noch in grösserer Anzahl und stärkerer Ausbildung finden und beim Erwachsenen sich in geringerer Zahl und rudimentär erhalten haben. Sehr verbreitet ist auch die Ansicht, dass die Knötchen einer chronischen Endocarditis ihren Ursprung verdanken. Albini's Arbeit blieb bisher unbeachtet, und man sprach noch in neuester Zeit von einer Endocarditis neonatorum. Wenn nun auch neben unseren rudimentären Knötchen (noduli Albini) zweifellos chronisch endocarditische Processe an den Klappen vorkommen, so müssen wir doch streng zwischen den zwei Formen unterscheiden, und ich will in Nachstehendem versuchen die Merkmale, welche eine differentielle Diagnose ermöglichen, darzulegen. Das Hauptsächlichste Unterscheidungsmoment wird, glaube ich, in den topographischen Beziehungen zu suchen sein. Chronisch endocarditische Wucherungen kommen entweder circumscript oder mehr diffus an den Klappen vor. Die diffusen werden nicht leicht zu Verwechselungen Anlass geben können, und es wären nur die circumscripten etwas genauer zu characterisiren. Ihrer äusseren Form nach sind sie oft zotten- oder warzenartig, manchmal sind sie auch kurz gestielt. Sie sitzen vorzugsweise auf der Vorhofsfläche der Klappen und verbreiten sich ganz unregelmässig nach verschiedenen Richtungen. Die »Knötchen« dagegen sind regelmässig angeordnet, liegen genau am Rande der Klappen und bedingen nur ganz unbedeutende Hervorragungen. Ihrem Gewebe nach lassen sich beide Formen nicht in allen Fällen unterscheiden, indem beide aus straffem Bindegewebe bestehen. Als ein weiteres diagnostisches Merkmal ist hier zu erwähnen, dass die endocarditischen Wucherungen sehr zu regressiven Metamorphosen tendiren. Man findet sie häufig fettig degenerirt oder verkalkt. Letztere Processe habe ich nie an den Knötchen beobachtet. Ein sehr bemerkenswerther mir zur Beobachtung gekommener Fall zeigte am Rande des medialen Zipfels der Mitralis einige kleine zottige Excrescenzen, die mit einem sonst normalen Knötchen zusammen-

hingen. Es wäre denkbar, dass hier, wie wir es auch an anderen Theilen des Körpers, wo sich noch rudimentäre Gebilde erhalten haben, sehen, eine Neubildung (Geschwulst) ihren Ausgangspunct von solchen rudimentären Theilen genommen hat.

B. Zuweilen vorkommende Befunde.

Es empfiehlt sich hier zuerst diejenigen Anomalien zu beschreiben, welche auf sehr frühe Zustände zurückweisen, um dann zu jenen überzugehen, welche späteren Differenzirungen ihre Entstehung verdanken. Erstere sind viel seltener, weil selbstverständlich ein früh angelegter Theil auch leichter weiteren Differenzirungen unterliegt.

Als seltensten Fall beschreibe ich einen Befund am Herzen eines neugeborenen Kindes (Fig. 4). Im linken Ventrikel fand ich einen zum hinteren Zipfel der Mitralis verlaufenden Papillarmuskel (*Pm*), welcher in Form eines platteylindrischen Stranges, in der Gegend der Herzspitze entspringend, in die Klappe (*K*) einging und, sich hier etwas verbreiternd, ihrer unteren Fläche entlang wieder in die Herzwand unmittelbar unter dem Annulus fibrosus (*Af*) eintrat. Dieser Muskelbalken gab noch einige Chordae tendineae (*C*) ab, welche sich seitlich an dem Zipfel inserirten. Ausserdem entsendete er einen dünnen aber ganz muskulösen Ausläufer an den ihm gegenüberstehenden Papillarmuskel. Auf senkrecht durch die Klappe geführten Schnitten sah man unter dem Endocard der Vorhofsfläche des Klappensegels noch eine dünne Bindegewebsschicht, auf welche dann eine mächtige Muskellage folgte. Der dünne obere Theil der Klappe ragte noch etwas über den Muskelbalken vor und zeigte an seinem freien Rande einige der oben beschriebenen kleinen Knötchen. Die auf derartige Fälle durchgesehene Literatur hat mir nichts dem vorbeschriebenen Falle ähnliches aufgewiesen.

Die folgenden zwei Fälle an Herzen Erwachsener sind dem obigen im Wesentlichen sehr ähnlich. Am Herzen einer im Wintersemester 1875/76 im Acad. Krankenhause dahier an Pneumophthise Verstorbenen fand sich, an dem Aortenlappen der Mitralis inserirend, ein 4 Mm. dicker, ganz muskulöser Strang. Der vordere Papillarmuskel bildete nicht wie gewöhnlich einen kurzen stumpfen Kegel, sondern setzte sich, nur wenig dünner werdend, bis an die untere Klappenfläche fort. Zwei stärkere von ihm abgehende Chordae tendineae

setzen sich an denselben Lappen der Mitralis an. An der unteren Klappenfläche wird das Ende des Muskelstranges etwas breiter und seine Muskelbündel verlieren sich, kurz in die Klappen ausstrahlend [1]) (Fig. 5). Der andere Fall betrifft ein Herz, welches sich in der pathologisch-anatomischen Sammlung fand und als »Excrescenzen auf der Mitralis« etiquettirt war. Im linken Ventrikel fand ich beide Papillarmuskeln als dicke Muskelstränge sich an die Klappen ansetzend, ohne zuvor in Chorden zu zerfallen. Der Ansatzstelle entsprechend finden sich auf der Vorhofsfläche harte ulcerirte Stellen, um welche kleine harte Granulationen stehen. In den beiden letzten Fällen sehe ich einen dem normalen näher stehenden Zustand, als in dem im zuerst beschriebenen und es können uns dieselben als Uebergangsstufe zum einem vierten beim Neugeborenen beobachteten Falle dienen. Dieser unterscheidet sich nur dadurch von den eben beschriebenen, dass die Fasern des Papillarmuskels nicht bis in die Klappe selbst eintreten, sondern dass sie mit dieser durch eine äusserst kurze, nur $^1/_2$ Mm. lange Sehne verbunden waren [2]).

Etwas öfter kommt ein Verhalten zur Beobachtung, welches obwohl sich dem letzten anschliessend, doch schon nicht mehr als Anomalie aufgefasst zu werden braucht. In diesen Fällen ist nur der Papillarmuskel im Verhältniss zu seinen Chorden länger als gewöhnlich. Ein Papillarmuskel hat zum Beispiel eine Länge von $2^3/_4$ Cm. und seine Chorden sind nur $^3/_4$ Cm. lang. Dieses Verhältniss ist zu gewissen Zeiten des Fötallebens normal (siehe oben pag. 501) und wir erklären uns dasselbe am einfachsten, indem wir annehmen, dass die Sehnenbildung auf diesem Stadium stehen blieb.

E. Oehl [3]) hat im Jahre 1860 über die Gegenwart contractiler Elemente in den Chordae tendineae der Valvula mitralis beim Menschen folgende Mittheilungen gemacht: »Jeder Hauptzipfel einer Klappe

---

[1]) An diesem Herzen fanden sich ferner ein noch sehr ansehnliches Rudiment der Valvula Eustachii und die Valvula tricuspidalis in vier deutliche Zipfel getheilt.

[2]) In der Literatur finde ich merkwürdiger Weise keine Angaben über solche Anomalieen. Dieselben können nicht gar selten sein, da ich meine Fälle in der kurzen Zeit von sechs Monaten, unter nur etwa hundert zur Section gekommenen Leichen fand.

[3]) Memorie della reale accademia delle scienze di Torino. Serie second. XX. pag. 343 u. ff. Sulla presenza di elementi contrattili nelle maggiore corde tendinee della valvole mitrali umane, di E. Oehl, docente istologia ed anatomia microscopica all' Università di Pavia.

empfängt unter anderen zwei grössere Sehnen, welche sich an die äussere Fläche der Klappen ansetzen, jedoch nur in der Nähe der Atrioventricularöffnung; diese halten kleinere Sehnen auseinander, die zugleich mit ihnen derselben Papille entspringen, sich aber an der ganzen äusseren Klappenfläche verlieren. Von den letzteren und den erstgenannten Sehnen gehen andere kleinste Sehnen aus, die sich an den freien Rand der Klappe anheften« . . . . . »Sicher habe ich nun in dem dicken Theile der grössten Sehnen der Mitralis immer quergestreifte Muskelfasern, sehr häufig auch mitten im Verlaufe dieser Sehnen ein wirkliches Muskelchen gesehen.« — Die Untersuchung dieser Verhältnisse wurde von Oehl[1]) so angestellt, dass er Klappen, Sehnen und Papillarmuskeln des linken Ventrikels trocknete und dann an den grössten Sehnen eine fleischrothe Färbung fand, die sich unter dem Mikroskop als von quergestreiften Muskelfasern herstammend erwies. Diese Färbung liess sich manchmal schön zugespitzt, gegen Papillarmuskel und Klappe verlaufend, verfolgen. Immer aber war zwischen dieser rothen Färbung und dem Papillarmuskel einerseits, sowie zwischen ihr und der Klappe andererseits ein Stück der Chorda nachweisbar, das sich als rein sehniger Natur ergab. Die grösste Mächtigkeit hatten die quergestreiften Fasern in der Mitte der Länge der Chorden, mit denen sie meist mehr seitlich, also excentrisch verbunden waren und Oehl schlägt für dieselben den Namen »Musculus contractor chordae« vor.

Diese Angaben Oehl's kann ich nur zum geringen Theile bestätigen. — Da er nicht angibt an wie vielen Herzen er seine Beobachtungen anstellte, so kann seine Behauptung nicht direct bestritten werden. Ich habe 30 Herzen auf ihr Verhalten in dieser Beziehung untersucht und fand nur an acht derselben quergestreifte Muskelfasern in den Chorden der Mitralis. Davon zeigten sich in 6 Fällen mehr oder weniger starke Züge von Fasern, welche aber mit dem Papillarmuskel zusammenhingen und sich an $^1/_3$ bis $^1/_2$ der Chorda und weiter hinauf nachweisen liessen. Die Zahl der Fasern wurde immer geringer, je weiter sie an der Chorda aufstiegen. Einmal fand ich der ganzen Chorda entlang einen dünnen Streifen von Muskelfasern. Ferner sah ich, auch nur einmal, von der Ventrikelwand entlang der Unterfläche der Klappe einen spitz zulaufenden Zug von Muskelfasern bis in eine Chorda verlaufen. Niemals beobachtete

[1]) In den Tricuspidalchorden konnte Oehl trotz wiederholter Untersuchung keine contractilen Fasern auffinden.

ich ein spindelförmiges Muskelchen, welches isolirt an einer Chorde befestigt gewesen wäre. Diese Beobachtungen schliessen nicht aus, dass das von Oehl sehr häufig gesehene Muskelchen vorkommen könne. Der Controle wegen habe ich auch gleich Oehl, Klappen und Chordae getrocknet und an den Chorden in der That immer einen röthlichen Schimmer bemerkt, welcher aber bei der mikroskopischen Untersuchung sich nicht als von Muskelelementen herrührend erwies[1]. Oehl hat für seine Befunde keine morphologische Erklärung gegeben: er hält es für wahrscheinlich, dass die Muskelfasern bei der Function der Klappe betheiligt sind, bezieht sich also nur auf eine mögliche Function. Ich kann mich nicht zu dieser Anschauung bekennen und erkläre jene Fälle einmal für sehr inconstant, und, indem ich auf die Beschreibung meines 4. Stadiums verweise, für ein Stehenbleiben auf einer niederen Stufe (Hemmungsbildung). Dr. James B. Pettigrew, welcher sehr viele Herzen untersuchte, sagt: »in einem Falle, welchen ich präparirte, enthielten die Chordae tendineae eine grosse Menge Muskelfasern und waren so verdickt, dass sie rudimentären Papillarmuskeln glichen[2]).

Während ich bisher immer die an den einzelnen Theilen des Klappenapparates, der Chordae tend. und Papillarmuskeln sich treffenden Verhältnisse im Auge hatte, erübrigt noch einiger Zustände zu erwähnen, welche durch die Art der Verbindung dieser Theile untereinander und mit den Trabekeln der Herzwand auffallend sind. Sie gehören zwar zu den ganz gewöhnlichen Vorkommnissen, sind aber nicht minder lehrreich als die oben beschriebenen seltenen Fälle.

Man bemerkt oft, dass manche Papillarmuskeln nicht direct aus der compacten Herzwand entspringen, sondern von einem Trabekelnetze. Auch kommt es sehr häufig vor, dass aus einem gewöhnlichen Trabekel an irgend einer Stelle seines Verlaufes ein Sehnenfaden entspringt um sich an die untere Klappenfläche zu inseriren. Ebenso häufig kann man wahrnehmen, dass von den conischen Papillarmuskeln ausgehende Chordae tendineae, anstatt an die Klappe, in beliebiger Richtung an die Herzwand verlaufen. Manchmal hat man auch Gelegenheit im rechten Ventrikel, in welchem die Verhältnisse überhaupt unbeständiger sind, das Fehlen der sonst regelmässig vorkommenden Papillarmuskeln zu beobachten, indem deren Function

[1] Die Färbung ist wahrscheinlich doch einer Imbibition von Blutfarbstoff zuzuschreiben.

[2]) Proceedings of the royal Society of Edinburgh, March 1864. On the structure and function, of the valves of the vascular system in Vertebrata.

von ganz ordnungslos aus der Herzwand hervorkommenden, theils muskulösen, theils sehnigen Trabekeln übernommen wird. Wiederum sieht man den Papillarmuskeln ganz ähnliche, d. h. durch Lage, Grösse, Form als solche sich kundgebende Gebilde, nie die Klappen erreichen, sondern schon früher wieder in die Herzwand eintreten, wodurch sie auf die Stufe gewöhnlicher Trabekel zurücktreten.

Im rechten Ventrikel kommt beim Erwachsenen am vorderen und hinteren Lappen der Tricuspidalis sehr oft ein Verhalten vor, welches Henle in Fig. 18 seiner Gefässlehre abgebildet hat, ohne es jedoch im Texte zu erwähnen. Es gehen nämlich die grösseren Chordae tendineae, nachdem sie unter der Klappe hinweggelaufen, wieder in die Herzwand ein. Manchmal erstreckt sich auch aus der Ventrikelwand, unter der Klappe her und mit derselben verwachsen, in verschiedener Ausdehnung ein Muskelbündel, welches in eine Chorda übergeht. Es ist so gewissermassen eine Chorda zwischen zwei Muskeln eingeschaltet, d. h. der früher ganz muskulöse Zug ist nur in seiner Mitte sehnig geworden.

Alle diese Zustände weisen darauf hin, dass die Papillarmuskeln, Chorden und Trabekel ihre Rollen mit einander vertauschen können. Dass ein Papillarmuskel durch einen Trabekel, ein Trabekel durch eine Chorda tendinea und diese wieder umgekehrt vertreten sein kann, erklärt sich aus dem von mir dargelegten Entwickelungsgange dieser Theile, die ebenso auf einer niederen Stufe, die sie in der Regel durchlaufen, stehen bleiben, wie sie auch auf eine höhere Stufe der Differenzirung gelangen können als ihnen im normalen Verhalten zukommt. — Wie wir sahen sind die Papillarmuskeln nur differenzirte Trabekel und die Chordae tendineae wiederum nur die sehnig gewordenen Theile der Papillarmuskeln; diese sämmtlichen Gebilde sind jedoch nur Differenzirungsproducte der inneren Schicht der ursprünglich spongiös gebauten Kammerwand.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXII u. XXXIII.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

Vh. Vorhof.
Vk. Ventrikel.
K. Atrioventrikularklappe.
V. Vorsprung = primäre Atrioventricularklappe.
W. Klappenwulst.
Pm. Papillarmuskel.
C. Chorda.

Figur 1. Frontalschnitt mitten durch das Ostium venosum sin. eines Schweinsembryo von 1,4 Cm. Das Ostium venos. dext. ist nahe seinem hinteren Ende mitgetroffen.

VH. Ventrikelhöhle.
HSp. Herzspitze, welche immer vom linken Ventrikel gebildet wird.
Vc. Vas coronarium, im Pericardialfortsatz liegend.
Ass. Aeussere compacte Schicht, die jetzt noch sehr dünn ist.
Z. Zusammenhang der beiden Septal-Vorsprünge.

Figur 2. Frontalschnitt durch das Herz eines menschlichen Fötus von zwölf Wochen.

Af. Annulus fibrosus oder Pericardialfortsatz.
Au. Linkes Herzohr.
S. Septum interventriculare.

Figur 3. Schnitt durch den Klappenapparat eines menschlichen Fötus von $4^1/_2$ Monaten. Lateraler Zipfel der Mitralis. Roth, Muskel; Weiss, Bindegewebe.

Ev. Verdicktes Endocard der Vorhofsfläche.
VW. Ventrikel-Wand.

Figur 4. Fall eines abnormen Papillarmuskels im linken Ventrikel des Neugeborenen. Zweimalige Vergrösserung. Nähere Beschreibung pag. 512.

Af. Annulus fibrosus.
Vc. Vasa coronaria.

Figur 5. Zweiter Fall eines abnormen Papillarmuskels am Aortenzipfel der Mitralis des erwachsenen Menschen.

Pma. Abnormer Papillarmuskel. Man sieht seine Fasern sich in Form eines dicken Stranges an die Klappe inseriren.

A. Aufgeschnittene Aorta.
P. Pulmonalis.

Figur 6. Schnitt durch das Herz eines sieben Cm. langen Embryo von Hexanchus griseus. Der Schnitt ist so gerichtet, dass er das Ostium venosum sammt dem Ventrikel in der Mitte trifft, wobei der Conus arteriosus angeschnitten wurde.
Ca. Conus arteriosus.
KC. Klappen des Conus arteriosus.
P. Pericard.

Figur 7. Zellen aus dem Balkennetze eines Rindsembryo-Herzens frisch in $^1/_2$% Chromsäure zerzupft. Embryo 1,5 Cm. Länge.

Figur 8. Zellen der innersten Schichten der Ventrikelmuskulatur eines Rindsembryo von 1,5 Cm. Länge. Zellen frisch in $^1/_2$% Kochsalzlösung untersucht, bei *a* sieht man den Kern der Muskelzelle in einer deutlichen Protoplasmamasse liegen.

Figur 9. Längsschnitt durch eine Chorda tendinea eines Rindsembryo von 5,8 Cm. Länge. 350fache Vergr.
M. Muskelgewebe im Innern der Chorde.
E. Endocard.

Figur 10. Schnitt durch die linke Ventrikelwand eines Schweinsembryo von 1,6 Cm.
P. Pericard.
E. Endocardiales Epithel.
HR. Hohlräume der Herzwand, welche Ausbuchtungen der primären Herzhöhle sind.
ALS. Aeussere dem Pericard zunächst verlaufende Längsschicht von Muskelfasern.
M. Muskelzellen.
QM. Querschnitte von Muskelzellen.

Figur 11. Verticaler Schnitt durch die Valv. mitralis eines menschlichen Fötus von $5^1/_2$ Monaten. 400fache Vergr.
Vt. Fl. Ventrikelfläche, *Vh. Fl.* Vorhofsfläche der Klappe.
Mf. Muskelfasern, die sich an der unteren Klappenfläche noch erhalten haben und mit den Muskelfasern der Kammerwand zusammenhängen.
Vw. Kammerwand.
BdL. Bindegewebige Lage der Klappe.

Fig 6

Fig 1

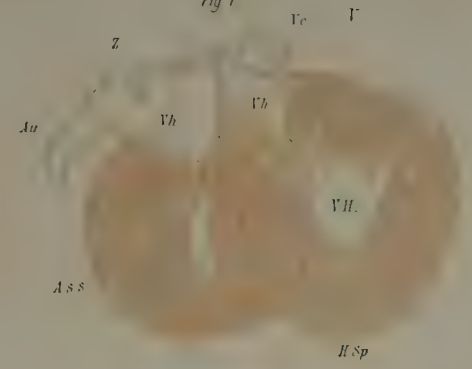


Fig 2.

Fig 3

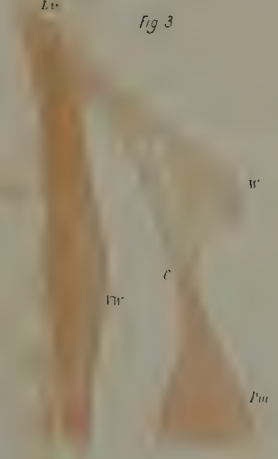
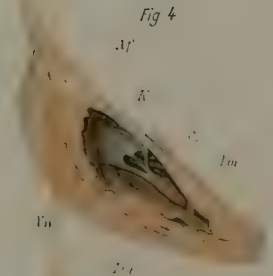


Fig. 5

Fig 4



Lith. Anst. v. G. Bach, Leipzig

Fig. 8.

Fig. 7.

Fig. 11.

Fig 9.

Fig 10.

Ueber die Schläfenlinien und den Scheitelkamm an den Schädeln der Affen [1].

Von

Dr. Gustav Joseph,

Docent an der Universität Breslau.

Mit Tafel XXXIV.

Die Veranlassung zur Abfassung nachstehender Zeilen lag in der Absicht die noch in jüngster Zeit (1875) kund gegebene Behauptung mancher Zoologen, dass bei den amerikanischen Affen sich niemals ein Scheitelkamm entwickele, zu widerlegen. Zugleich wünschte ich diese Gelegenheit zu benutzen, um einige Erfahrungen über das morphologische Verhalten der Schläfenlinien bei den Affen im Vergleiche zu dem beim Menschen zu veröffentlichen. Herrn Staatsrath Prof. Dr. Reichert sage ich hierbei für die überaus gütige Bereitwilligkeit, mit welcher derselbe die genaue und wiederholte Untersuchung des einschlägigen Theils der im Berliner anatomischen Museum enthaltenen Schätze gestattet hat, sowie Herrn Prof. Dr. Th. W. Engelmann für freundliche, die vergleichend-anatomischen Sammlungen in Utrecht betreffende, Mittheilungen meinen wärmsten Dank.

Obgleich es unzulässig ist, die Anschauung von dem Grade der Wirkung, welchen die Muskeln der Extremitäten auf Ursprungs- und Ansatzstellen, sowie weitere Bezirke, ja auf die gesammte Gestaltung ihres knöchernen Substrates ausüben, auch auf solche Gebiete des Rumpfskelets zu übertragen, bei deren Entfaltung Form und Wachsthum der Centralorgane des Nervensystems die erste Rolle spielen; obgleich es einleuchtet, dass jene Muskelwirkung auf die

[1] Vortrag gehalten am 1. December 1875 in der Sitzung der naturwissenschaftlichen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur.

Schädelkapsel, deren Theile im Gegensatze zu dem Verhalten der auf Beweglichkeit zielenden Segmentirung der Wirbelsäule unbeweglich mit einander verbunden sind, nur in beschränkter Tiefe und geringerem Umfange statt haben kann, so unverkennbar tritt an der Configuration mancher Schädeltheile die Wirkung der Druck- und Zuggewalt der Muskeln zu Tage. Sehen wir von dem Einfluss der Actionen der Nackenmuskeln auf die Form des knöchernen Hinterhauptes ab, so wird doch auch im Gebiete derjenigen Muskulatur, welcher nicht die Aufgabe zuertheilt ist den Schädel zu bewegen, sondern als Hypomochlion für die Bewegung anderer Theile z. B. des Unterkiefers zu brauchen, deren umgestaltende Wirkung auf Theile der Schädelkapsel sich kundgeben. So bringen die Schläfenlinien (Linea semicirculares temp.) und der nach ihrer Verschmelzung auftretende Scheitelkamm gesteigerte Grade jener Wirkung der Schläfenmuskeln zum wahrnehmbaren Ausdruck.

Während erstere in nahezu gleicher oder modificirter Form dem Schädel des Menschen und der Affen zukommen, tritt dagegen der Scheitelkamm als allein thierisches Attribut auf.

Nach Hyrtl [1] und Bischoff [2] characterisiren sich die Schläfenlinien als die jederseits doppelt vorhandenen und nach Alter, Geschlecht und Individualität in mannigfaltigem Grade der Stärke an der Schädelwand markirten Ursprungsgrenzen des Schläfenmuskels resp. dessen Fascie. Nur in dem verschiedenen Grade der Krümmungen in ihrem Verlaufe und ihren Endabschnitten sind bei den Schädeln der Affen Abweichungen von dem Verhalten beim Menschen wahrzunehmen.

Die untere Schläfenlinie, die Fortsetzung der (Crista temporalis ossis frontis, Hyrtl) Crista frontalis externa, läuft über die Seitenfläche des Stirnbeins in aufwärts convexem Bogen zur Kranznath und schneidet dadurch ein kleines Segment von der vordern Fläche des Stirnbeins ab, welches der Schläfenfläche zufällt. Darauf kreuzt die Schläfenlinie die Kranznath und verlängert sich über das Scheitelbein gegen dessen Angulus mastoideus hin, erreicht ihn aber nicht, sondern setzt ($1^1/_2$—2 Centimeter oberhalb) auf die Schuppe des Schläfenbeins über und stösst dicht vor der Incisura parietalis mit

[1] Die doppelten Schläfenlinien der Menschenschädel, Abdruck aus Bd. XXXII der Denkschriften der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserl. Academie der Wissenschaften in Wien 1871. pag. 3—6.

[2] Ueber die Verschiedenheit in der Schädelbildung des Gorilla, Chimpanse und Orang-Utang. München 1867.

jener schief aufwärts gerichteten Crista zusammen, welche als Verlängerung des oberhalb der äussern Gehöröffnung horizontal nach hinten gestreckten obern Schenkels der hintern Jochbogenwurzel erscheint. Auch bei schwach entwickelter unteren Schläfenlinie können die Crista frontalis externa und die eben bezeichnete Crista an der äussern Fläche der Squama ossis temporum, also Anfang und Ende der Linie, stark vortreten und letzteres als zuweilen ansehnlicher Knochenwulst vorn die Furche begrenzen, welche die ehemalige Trennung der Squama von der Pars mastoidea andeutet. Die obere Schläfenlinie beginnt entweder ebenfalls an der Crista frontalis externa, welche in diesem Falle nach aufwärts beide Schläfenlinien als 2 divergente Schenkel aussendet, und kreuzt ebenfalls die Kranznath; oder sie beginnt dicht über dem Kreuzungspunct der untern Schläfenlinie mit der Kranznath an der letztern, während die Strecke bis zur Crista frontalis externa verwischt erscheint. Die obere Schläfenlinie geht eine Strecke mit der untern parallel, ihre Curve wird aber in der Regel je mehr nach hinten, desto gestreckter, divergirt in diesem Falle immer mehr von der untern, bis sie an der Sutura lambdoidea ihr Ende erreicht. Das von beiden Schläfenlinien am Planum temporale begrenzte sichelförmige Feld ist je nach der Entfernung beider Linien von einander von verschiedner Breite und je nach dem Grade ihrer nach hinten zunehmenden Divergenz von verschiedener Gestalt. Bei mehreren Pariser Schädeln meiner Sammlung laufen beide Linien von der Kranznath ab parallel und begrenzen eine etwas mehr als 1 Centimeter breite regelmässige Sichel.

Es liegt nicht in meiner Absicht die Variationen in der Ausprägung und dem Verlaufe beider Schläfenlinien, soweit sie den Menschen betreffen, hier weiter zu verfolgen und verweise ich deshalb auf die Arbeit von Hyrtl und die von H. v. Ihering[1]. Ich beabsichtige nur auf die Puncte aufmerksam zu machen, in welchen die Schläfenlinien bei den Affen von ihrem Verhalten beim Menschen abweichen und wie die Abweichung aus der anfänglichen Uebereinstimmung sich entwickelt.

Das erste Auftreten derselben fällt in die Zeit nach Ausbildung des Milchgebisses. Doch finden hierbei mannigfache Modificationen statt. Nach Bischoff[2] findet sich an dem jugendlichen, noch mit dem Milchgebisse versehenen, Schädel des Gorilla und Chimpanse

[1] Die Schläfenlinien des menschlichen Schädels. Archiv für Anatomie und Physiologie von Reichert und Dubois-Reymond 1875, pag. 67—77.

[2] l. c. pag. 69.

»eine Linea temporalis semicircularis kaum angedeutet.« Es sind mir aber aus den Pariser und Italienischen Sammlungen Beispiele aus demselben Alter bekannt, an denen die untere Schläfenlinie bereits deutlich gezeichnet erscheint. Dasselbe gilt von einem männlichen, mit dem Milchgebisse versehenen, Orang-Schädel sowie von den jugendlichen Schädeln mehrerer afrikanischen und amerikanischen Affenarten meiner Sammlung. Markirter erscheinen die Linien nach Eintritt des Zahnwechsels, wobei zu bemerken ist, dass bei manchen Arten aus Gattungen der altweltlichen Affen, wie Cercocebus fuliginosus und aethiops und der neuen Welt, wie Chrysothrix sciurea, die Schläfenlinien meist während des ganzen Lebens nur in schwachen Contouren angedeutet bleiben. Mit der stärkern Ausbildung des Kauapparates rückt aber die obere Grenze des Schläfenmuskels, d. i. die untere Schläfenlinie, immer höher und letztere verschmilzt dann mit der obern, indem sie sich nur noch an dem hintern Abschnitt gesondert, erhält (Hylobates leuciscus Kuhl, Colobus Guereza Wagner der eigenen Sammlung), zuletzt aber auch hier verschwindet. Deshalb finden wir an den Schädeln der Affen erwachsenen Alters, bei welchen das Milchgebiss dem definitiven Gebisse Platz gemacht und die Ursprungsgrenze des Schläfenmuskels sich der Pfeilnath genähert hat, meist nur eine und zwar die obere Schläfenlinie, welche sich aber zuweilen an ihrem hintersten Abschnitt in 2 Schenkel theilt, welche die noch gesonderten Enden der früher in ihrem ganzen Verlaufe getrennt gewesenen Linien darstellen. Zur Betrachtung letzterer eignen sich daher nur Schädel aus mittlerem Lebensalter. An diesen zeigt sich, dass durch die Schläfenlinien ein verhältnissmässig umfangreicheres Feld der Schädelseitenwand umgrenzt wird als beim Menschen. Betrachten wir die einzelnen Verlaufsabschnitte, so zeigen die Linien in Bezug auf ihren Ursprung aus den Cristae frontales trotz der grossen Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der letztern viel Uebereinstimmung mit dem Verhalten beim Menschen. Eine Abweichung davon tritt jedoch schon an der Stelle ihrer Kreuzung mit der Kranznath ein. Beim Menschen wird der Theil der Kranznath unterhalb jener Kreuzungsstelle (mit der untern Schläfenlinie) auch im mittleren Lebensalter meist verstrichen erscheinen, während alle übrigen Näthe am Schädel noch in grösster Deutlichkeit fortbestehen. Bei den Affen, besonders der neuen Welt, erscheint diese Nathverwachsung in dem entsprechenden Lebensabschnitt viel seltner [1]). Die

[1]) Dies ist um so auffallender, als diese beim Menschen so sehr in die Augen fallende Erscheinung wahrscheinlich eine Folge der Einwirkung der

männlichen anthropoiden Affen nähern sich hierin mehr dem Menschen als die andern Gruppen.

Bei dem geringeren Umfange des Affenschädels ist es erklärlich, dass die Distanz der beiden Linien von einander viel geringer sein muss als beim Menschen und dass sie zuweilen nur wenige Millimeter beträgt. Gleichwohl sind die Bogen, welche beide beschreiben — besonders fällt dies bei der Curve der untern Schläfenlinie auf — viel gestreckter, flacher als beim Menschen. Die gestreckten Schädel der amerikanischen Affen sind exquisite Beispiele hierfür.

Den gestreckten Verlauf des mittleren Abschnittes behält auch das hintere Ende der obern Schläfenlinie bei, so dass diese Linien beider Seiten meist kurz nach ihrem Ursprung aus der Crista frontalis ext. bis zur Lambdanath sich fast parallel zu einander verhalten oder nur wenig von einander divergiren. In anderer Weise abweichend gestaltet sich das hintere Ende der untern Schläfenlinie. Das Niedrigerwerden der Schläfenschuppe, ihr geradgewordener, oberer Rand im Gegensatze zu der starken Krümmung desselben beim Menschen ist mit Verflachung, ja Verstreichung der Incisura pariet. verbunden und hat im Gefolge, dass jene, beim Menschen schief aufwärts gerichtete, wulstige Verlängerung des obern Schenkels der hintern Jochbogenwurzel sich horizontal legt und die Pars mastoidea aus der Region der Seitenwand in die der Schädelunterseite hinabrückt, Erscheinungen, welche sich bereits bei den anthropoiden Affen bemerklich machen und am ausgeprägtesten bei den amerikanischen Gattungen sich finden. Während beim Menschen der hintere Abschnitt der untern Schläfenlinie eine schiefe Richtung von oben nach unten und vorn zeigt, verläuft er bei den Affen — besonders der neuen Welt — wagrecht von hinten nach vorn, um in die ebenfalls wagrechte wulstige Fortsetzung des obern Schenkels der hintern Jochbogenwurzel überzugehen. Noch vielmehr entfernen sich diejenigen Fälle von dem Verhalten beim Menschen, wo das Ende der untern Schläfenlinie sich nicht mit jener wulstigen Fortsetzung der Jochbogenwurzel, sondern mit einer Knochenleiste der Pars mastoidea hinter der Incisura parietalis verbindet. Beispiele hiervon bemerken wir bei Inuus, Macacus, Cercopithecus und bei mehreren Gattungen der amerikanischen Affen z. B. Ateles und Nyctipithecus (vergl.

Contractionen des Schläfenmuskels ist, dessen Entwickelung bei den Affen eine verhältnissmässig stärkere als beim Menschen ist.

Fig. 4 *cm*. Die angegebene Leiste an der Pars mastoidea setzt sich nach hinten in die Linea semicircularis superior occipitis fort. In späterem Lebensalter, in welchem sich der Occipitalkamm gebildet hat, erscheint diese Kante aufwärts gerückt und mit der Fortsetzung des obern Schenkels der hintern Jochbogenwurzel verschmolzen. Dann setzt sich der Hinterhauptskamm in letztere und damit auch auf den Jochbogen selbst fort. Das dadurch entstandene, von menschlicher Bildung abweichende, Verhalten wird jedoch durch die früher angegebenen Uebergänge mit den Verhältnissen, die beim Menschen stattfinden, in Verbindung gesetzt. Die genannte, dem reifern Alter angehörende Erscheinung ist jedoch auch mit einer andern, sehr wesentlichen, Eigenthümlichkeit verbunden. In diesem Lebensalter ist, wie oben erwähnt, die obere Ursprungsgrenze des Schläfenmuskels bereits so hoch hinaufgerückt, dass sie die Stelle der obern Schläfenlinie erreicht und mit letzterer, wobei die Cristae frontales convergenter geworden sind, anfangs in den vordern Abschnitten und später auch in dem hintersten Abschnitt, also ganz, verschmilzt. Dann existirt also nur eine Schläfenlinie, die durch ihren Verlauf zum Occipitalkamm und ihre Annäherung an die Pfeilnath sich als die obere characterisirt. Auch beim Menschen sind von Hyrtl Fälle beobachtet worden, in welchen beiderseits nur eine obere Schläfenlinie markirt war, aber es steht fest, dass diese Linie höchstens die obere Ursprungsgrenze der Fascie, aber nicht des Schläfenmuskels darstellt, also eine andere Bedeutung hat, als eine allein vorhandene obere Schläfenlinie der Affen im Anfange des reiferen Alters. Nicht selten ist es möglich zwischen dieser obern Schläfenlinie und der Pfeilnath noch eine andere Linie zu unterscheiden, welche aber parallelen Verlauf mit der obern Schläfenlinie hat und die aufwärts gerückte Ursprungsgrenze der Fascie darstellt.

Ist schon mit diesem allmäligen Hinaufrücken der Schläfenmuskulatur bis nahe an die Pfeilnath und dem Verschmelzen beider Schläfenlinien in eine, die obere, allmälig eine Bildung entstanden, wie sie beim Menschen in selbst noch späterem Lebensalter nie eintritt, so ist doch damit noch nicht in allen Fällen das Ende der Divergenz von dem Verhalten beim Menschen erreicht. Wenn mit der weitern Vergrösserung des gesammten Kauapparates das noch weitere Hinaufrücken der obern Ursprungsgrenze des Schläfenmuskels die Pfeilnath erreicht hat, so erscheint bis auf den kleinen Theil der Stirn, welchen die Glabella einnimmt, die ganze Oberfläche der Schädelkapsel von der Muskulatur eingenommen. Die Schläfenmus-

keln beider Seiten, welche vorn den stark convergenten Cristae frontales externae anhaften, stossen mit ihren Fascien über der Pfeilnath dicht zusammen und damit scheint ihrer weitern Ausbreitung eine endliche Grenze gesetzt zu sein. Doch diese Grenze wird durch eine eigenthümliche Art von Oberflächenvergrösserung noch hinausgeschoben. Wie einst die Gebirge der Erde durch eine tangential auf die Oberfläche der letzteren einwirkende Gewalt aus der Erdmasse emporgeschoben wurden, so entsteht längs der Pfeilnath von ihrem hintern Ende und weit über ihr vorderes Ende hinaus, nämlich bis zur Stirnglatze, in Folge der tangential auf die Schädeldecke einwirkenden Muskelgewalt ein nach den Gattungen verschieden grosser Knochenwall, der Scheitelkamm, als Erweiterungsgebiet für die Ausdehnung des Schläfenmuskels. Da die Druckgewalten auf beiden Seiten des Schädels gleich sind, so verdrängt niemals der Wall der einen Seite, wenn er sich allmälig aufthürmt, den der andern, sondern beide legen sich an einander, um später zu verschmelzen, nachdem auch die Fascien in der Mitte, wo sie dem Wall am festesten adhäriren, mit einander sich verfilzt haben. Beispiele, in welchen eine auf dem Gipfel des Scheitelkammes von vorn nach hinten verlaufende Furche auf die einstmalige Trennung der beiden Seitenhälften des Scheitelkammes hindeutet, sind nicht selten; selbst solche, in welchen die Verwachsung noch nicht untrennbar geworden ist, habe ich mehrfach gesehen. In der Regel aber erscheint der Scheitelkamm als eine homogene, einige Masse, ohne Spur der vorangegangenen Verschmelzung aus zwei Seitenhälften. In Bezug auf sein Gefüge, wie auf das der Schädeldecke überhaupt und auf die Architektonik in der Lagerung des Gebälks der Diploë, ist stets der Winkel von Einfluss, welchen die Spannungsrichtung des Schläfenmuskels mit der Knochenaxe bildet, ein Verhältniss, welches sich nach der Wölbung der Schädelseitenwand, Grösse des Unterkiefers und Form des Kronen- (Schläfen-)fortsatzes an dessen aufsteigendem Aste modificirt.

Häufig erfährt der Scheitelkamm im Verein mit der Spitze des Hinterhauptskammes eine Verlängerung nach rückwärts in Form der von den Schädeln der grossen Carnivoren bekannten Protuberanz. Aber auch ohne Ausbildung der letzteren ist der Scheitelkamm ein Attribut nur des Thierschädels, eine dem Menschenhaften durchaus fremde Bildung, das Endresultat der mit der Verschmelzung der beiden Schläfenlinien zu einer obern beginnenden Divergenz von dem Verhalten beim Menschen.

Der Scheitelkamm ist von den Männchen der anthropoiden Affen und mehreren Gattungen der alten Welt (Macacus, Cynocephalus) seit langer Zeit bekannt. Er zählt zu den knöchernen Erhebungen, welche den Schädeln alter Thiere im Gegensatze zu den gerundeten menschenhaften Formen der Schädelkapsel im jugendlichen Alter jenen Stempel der Thierheit aufdrücken, die sie in eine noch niedere Stufe schreckhaften Aussehens als selbst die Carnivoren stellt. Als wenn die Natur noch in nächster Nähe des, auf der Stufenleiter der Lebewesen die höchste Sprosse einnehmenden, Menschen das Thierische in seiner abstossenden Hässlichkeit in grösster Intensität erscheinen lassen wollte, tragen den Scheitelkamm in seiner stärksten Entwickelung gerade die Schädel derjenigen Wesen am Ende ihres Wachsthums zur Schau, welche in der Jugend dem Menschenhaften am nächsten sich zeigen, die der anthropoiden Affen (Gorilla, Orang). Von diesen besitzt der Gorilla den stärksten und höchsten Scheitelkamm. Bei den auch in der Jugend vom Menschenhaften viel entfernteren Arten, wie Macacus und Cynocephalus, erreicht jenes Gebilde einen viel kleineren Umfang. Es erscheint, wie gesagt, nur an den Schädeln ganz ausgewachsener Thiere und fehlt manchen Männchen der genannten Arten, obwohl die Vollständigkeit ihres definitiven Gebisses auf vollkommenes Erwachsensein hindeutet. Bei den meisten der von mir untersuchten Exemplare machten sich beim Vorhandensein des Scheitelkammes bereits die Spuren der Abstutzung, der Abschleifung des Gebisses, besonders an den Backenzähnen bemerklich.

Das Auftreten des Scheitelkammes steht im Einklange nicht nur mit der Ausbildung eines stärkeren Gebisses, eines gewaltigen Kauapparates, sondern ist überhaupt Signatur eines Zustandes, der im grellen Gegensatze zu dem Verhalten steht, wie es das jugendliche Alter der Affen kennzeichnet und wie es beim Menschen zeitlebens das bleibende ist.

Beim Menschen bezeichnet die untere Schläfenlinie zeitlebens die Grenze, bis zu welcher die Muskulatur an der Schädelseitenwand hinauf sich erstreckt. Der übrige beträchtliche Theil des Scheitels, der obere Theil des Stirnbeins, der Hinterhauptsschuppe und der Scheitelbeine von jener Grenzlinie aufwärts bildet kein Substrat für Muskeln, sondern ist völlig frei davon. Wenngleich die obere Schläfenlinie andeutet, dass beim Menschengeschlecht in früheren geologischen Epochen die Muskulatur viel höher am Schädel hinauf sich erstreckt hat, ehe sie überhaupt nicht nur am Kauapparat, sondern

auch an andern Kopftheilen erhebliche Reduction erfahren hat, und darin der Umstand liegt, welcher einst beim Urmenschen die heut bestehende Kluft zwischen dem Menschen von heute und dem Affengeschlecht, welches wir noch heut nahezu in seinem Urzustande sehen, überbrückt hat, so stehen doch in der heutigen Erdepoche die in Rede stehenden Ausbreitungsgrade der Muskulatur und die damit zusammenhängenden Unterschiede in der Configuration des Unterkiefers und der Schädelkapsel im erwachsenen Alter einander schroff gegenüber. Heut bilden nur die Schädel aus dem jugendlichen Alter der Affen den vermittelnden Uebergang. So lange noch die untere Schläfenlinie entfernt von der Pfeilnath die obere Ursprungsgrenze der Schläfenmuskulatur bildet, zeigt ihr Schädel Contouren, in denen der Mensch seine ihm eigenen erkennt. Obschon bereits vor Eintritt des Zahnwechsels die Ausdehnung der Kiefer über das Menschenhafte hinausgegangen und überhaupt die Entwickelung des Antlitzgerüstes einem andern Wachsthumsgesetze unterworfen erscheint, so ist doch noch kein beträchtliches Aufwärtsrücken der untern Schläfenlinie trotz kräftigerer Ausbildung des Schläfenmuskels erfolgt und die eigentliche Schädelkapsel weicht von der menschenhaften Form kaum ab Der Zahnwechsel ist der Lebensabschnitt, mit welchem die früher bezeichnete Divergenz grössere Dimensionen annimmt, die endlich zu dem bereits characterisirten Ausgang führen. Mit dem Ersatz des Milchgebisses durch ein bedeutend stärkeres ist allmälige Ausdehnung der Kiefer, besonders des Unterkiefers verbunden. Des letzteren Bewegung erfordert stärkere Muskulatur, also stärkere Kaumuskeln, Massigerwerden des Schläfenmuskels. Derselbe dehnt sich nicht nur nach abwärts aus, sondern greift auch besonders nach aufwärts immer weiter aus und schiebt dabei die Knochenlinie, welche seine Ausbreitungsgrenze bedeutet, immer weiter aufwärts. Deshalb stärkere Convergenz der Stirnleisten und Aufwärtsrücken der untern Schläfenlinie bis zur Stelle der obern und weiter bis zur Pfeilnath. In derselben Weise, wie Schädelseitenwand, Scheitel und Stirn in den Bereich des Kaumuskelsubstrats gezogen werden und die Schläfenlinie nach aufwärts, so weit als möglich, rückt, ebenso wird durch die Nackenmuskulatur die Linea semicircularis superior des Hinterhauptsbeins aufwärts geschoben, so dass die Anfangs von Muskulatur freie obere Partie der Hinterhauptsschuppe einschrumpft und jene Linie mit der Lambdanath zusammenfällt. Und wenn auf der Pfeilnath bis zur Stirnglatze auf dem Stirnbein der Scheitelkamm sich erhebt, da hat sich auf der, mit der obern Nackenlinie vereinigten,

Lambdanath der Occipitalkamm erhoben und haben sich die Augenhöhlenränder in Knochenwülste aufgetrieben. Die Hirnkapsel ist nun wie begraben in einer riesigen Muskulatur und erscheint an dem Kopfskelet wie ein Anhängsel an dem grössern Antlitzgerüst. Von der menschenhaften Form der Hirnkapsel in der Jugend ist keine Spur übrig.

Die geschilderten Extreme der Divergenz vom Verhalten beim Menschen, besonders die Entwicklung des uns hier interessirenden Scheitelkammes gelten jedoch nur für die Männchen der beiden genannten anthropoiden und der bezeichneten altweltlichen Affengattungen. Während an diesen in der Zeit des reifen Alters alle einst menschenhaften Züge verwischt sind, bleibt die Schädelform der weiblichen Thiere zeitlebens dem Verhalten in der Jugend näher. Wie überall, so ist auch hier im Kampfe um das Dasein das rauhere Loos von beiden Geschlechtern dem Männchen zugefallen. Es hat die Vertheidigung des Nestes zu führen, Nahrung zu erbeuten und vorher um den Besitz des Weibchens mit Mitbewerbern zu kämpfen. Deshalb erreicht beim Männchen das Werkzeug der Vertheidigung, das Gebiss, demgemäss die dasselbe bewegende Muskulatur und das knöcherne Hypomochlion derselben einen erheblich grössern Umfang als bei dem schwächern Weibchen. Wo aber die Muskulatur auch bei letzterem im reifern Alter so stark sich entwickelt, dass eine grössere Gebietserweiterung nöthig wird, als die Oberfläche des Schädels zu geben vermag, da erscheint auch beim Weibchen ein Knochenkamm, wie der Occipitalkamm, immer aber in kleineren Dimensionen als beim Männchen.

Warum der Scheitelkamm nur bei den Männchen des Gorilla, Orang-Utan, Macacus cynomolgus und den Arten der Gattung Cynocephalus sich entwickelt, bei den Männchen anderer Gattungen aber ausbleibt, ist mir bis jetzt zu ermitteln unmöglich gewesen. Auffallend ist dies bei den Arten, deren Männchen sich durch ein sehr starkes Gebiss auszeichnen, wie Cercopithecus Sabaeus Erxleb., C. mona Erxleb. u. a. m., die wenigstens im Skelet nicht selten zu uns kommen. Ich habe jedoch nie Gelegenheit gehabt zu beobachten, dass an dem Gebiss letztgenannter Arten, selbst wenn es ein definitives und vollständiges war, bereits ein Abschliff an den Kronen der Vorbacken- und Backenzähne durch Abnutzung sich wahrnehmen liess. Da nun, wie ich mitgetheilt, an den meisten Schädeln der früher genannten Arten beim Vorhandensein des Scheitelkammes nicht blos Vollständigkeit des definitiven Gebisses, sondern bereits eine

Abnutzung desselben constatirt werden konnte, so könnten wir annehmen, dass die zu uns gelangten Schädel des Cercopith. Sabaeus, Mona etc. noch nicht dem Alter angehörten, in dem der Scheitelkamm erscheint und dass wir später vielleicht noch Männchen mit Scheitelkamm bei den Arten kennen lernen dürften, bei denen er uns bis jetzt unbekannt geblieben ist.

Von den amerikanischen Affen berichtet Giebel[1] sowie andere Forscher, dass ihre Männchen keinen Scheitelkamm entwickeln, andere Zoologen gehen über diesen Punct mit Stillschweigen hinweg. Da die meisten zu uns lebend gebrachten Arten der Affen der neuen Welt dem jugendlichen oder dem mittleren Lebensalter angehören; da fast nur solche sich in die Gefangenschaft fügen und die Reise über das Meer leicht ertragen, alte Männchen dagegen häufig durch Nahrungsverweigerung und zuweilen noch kurz vor der Landung in Europa zu Grunde gehen, von letzteren endlich selbst Skelete bis auf alte Männchen der Mycetesarten selten zu haben sind, so ist es wohl erklärlich, dass solche den meisten Forschern unbekannt geblieben sind. Nur Professor Hensel[2], welcher selbst in Brasilien gesammelt hat, schreibt dem Männchen von Cebus fatuellus Erxl. einen Scheitelkamm zu. Ausserdem müsste der Scheitelkamm des Männchens von Pithecia Satanas Geoffr. französischen Zoologen bekannt sein (obwohl meines Wissens Keiner desselben erwähnt, da ich in den Sammlungen des Jardin des plantes mehrfach Schädel von Pithecia Satanas mit Scheitelkamm gesehen habe.

Obwohl mehrere Verbindungen mit befreundeten Aerzten in Südamerika mich früher in die günstige Lage versetzt hatten, viele amerikanische Affenarten in zahlreichen Exemplaren zu untersuchen, so kann ich zu dem bisher bekannten Falle von Cebus fatuellus Fig. 1 *cs* 1 u. *cs* 2 und zu dem von Pithecia Satanas Fig. 2 *cs* 1 u. *cs* 2, doch nur noch den einer, der Hapale Geoffroyi Pucheron ähnlichen, Art mit dem Vorkommen eines Scheitelkammes Fig. 3 *cs* 1 u. *cs* 2 beim Männchen hinzufügen.

Der bei diesen drei Arten der amerikanischen Affen von mir mehrfach untersuchte Scheitelkamm schliesst sich in Bezug auf Ge-

[1]) Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 1875. Abth. V. Mammalia pag. 10: »Bei den amerikanischen Affen dagegen entwickelt sich niemals ein Pfeilkamm.«

[2]) Beiträge zur Kenntniss der Säugethiere Süd-Brasiliens. Aus den Abhandlungen der königl. Academie der Wissensch. zu Berlin 1872. pag. 18—20.

stalt, Lage und Ausdehnung genau dem Scheitelkamm an, wie ihn die Männchen der kleinern Affen der alten Welt, wie Macacus cynomolgus und der Cynocephalus-Arten zeigen. Die Beschaffenheit der Diploë und ihr Verhalten zur äussern Corticalsubstanz weicht von dem bei den Affen der alten Welt beobachteten in Nichts ab. Zahlreiche Uebergänge von dem Bestehen jederseits zweier Schläfenlinien im jugendlichen Lebensalter zur spätern Verschmelzung derselben in eine einzige, obere, das fernere Hinaufrücken derselben an die Pfeilnaht, das Convergenterwerden der Cristae frontales, das Zusammenstossen der Schläfenlinien beider Seiten anfangs auf der Mitte des Stirnbeins dann auch über der Pfeilnaht, wenn das Milchgebiss dem definitiven gewichen ist etc., beweisen, dass der Scheitelkamm der genannten amerikanischen Affenarten dem der früher bezeichneten altweltlichen Arten genau entspricht. Ebenso ist er bei den neuweltlichen Arten, wie bei denen der alten Welt nur eine Auszeichnung des Männchens und hier, wie dort mit einer starken Ausbildung des Gebisses namentlich stärkeren und hervorragenderen Eckzähnen verbunden. Hier wie dort gleicht der junge männliche Schädel dem des Weibchens und bleibt letzterer zeitlebens der Gestalt des Jugendzustandes oder des mittleren Lebensalters näher.

Ist schon bei den anthropoiden und den übrigen altweltlichen Arten die Bezeichnung Pfeilkamm eine zu beschränkte, da sie nur den Theil des Scheitelkammes begreift, welcher sich über der Pfeilnaht erhebt, so erscheint sie bei den amerikanischen Affen noch unzureichender. Die Verschmelzung der beiden Schläfenlinien zu einem Kamme erscheint auf dem Stirnbein früher als auf der Peilnath. Bei Hapale ist die Partie des Scheitelkammes, welche dem Stirnbein angehört, eine ansehnliche, nämlich 21 Millimeter, während die Partie auf der Pfeilnaht 26 Millimeter beträgt. Bei Pithecia beträgt jede für sich 30 Millimeter und bei Cebus fatuellus ist die erstere ansehnlich länger, nämlich 50 Millimeter, als die letztere, welche 30 Millimeter lang ist. Von Pithecia Satanas sah ich mehrere Schädel, bei denen die Partie des Scheitelkammes auf dem Stirnbein fast doppelt so hoch als die auf der Pfeilnaht war.

Wie bei den Affen der alten Welt, so dürfte auch hier in Bezug auf die Frage warum gerade die Männchen der genannten Arten der amerikanischen Affen am Ende des erwachsenen Alters einen Scheitelkamm entwickeln, die anderer Arten dagegen, was bei den grossen Männ-

chen von Mycetes[1] und in Betracht ihres grossen Unterkiefers besonders auffällt, desselben entbehren, dasselbe zu bemerken sein, was über denselben Gegenstand in Bezug auf die des Scheitelkammes entbehrenden Männchen der meisten Arten der altweltlichen Affen zu sagen war. Ich bin der Meinung, wir werden später finden, dass die alten Männchen von viel mehr Arten mit dem Scheitelkamm versehen sind, als uns jetzt bekannt ist[2].

Mit der — im Vergleiche zu dem Verhalten beim Menschen — verhältnissmässig grösseren Ausbreitung des Schläfenmuskels besonders nach oben, bei Mycetes, Pithecia und einigen Arctopithecinen auch nach hinten, steht auch eine Verstärkung der untern sehnigen Partie im Einklang. Obwohl auch beim Menschen Verstärkungsbündel von der Fascie, von der innern Fläche des mittleren Drittheils des Jochbogens und des sehnigen Ursprungs des Masseter und einige stärkere, vom Tuberculum spinosum und der Crista infratemporalis entspringende und durch bindegewebige Umhüllungen mehr oder minder gesonderte Bündel zum Musc. temporalis stossen, so treten dieselben bei den Männchen der Affen doch verhältnissmässig massiger entgegen. Zuweilen sind die von hinten nach vorn über die vordere Jochbeinwurzel, wie über eine Rolle, zum hintern Rande des Processus coronoideus mandibulae laufenden Bündel stärker entwickelt und durch fettreiches Bindegewebe von der obern, platten, fächerartig ausgebreiteten Muskelpartie geschieden. Als eine, ebenfalls durch fettreiches Bindegewebe gesonderte, Muskelpartie, die bei alten Männchen von Pithecia Satanas gleichsam als eigner Muskel, Musculus infratemporalis, erscheint, nehmen kräftige kurze Bündel von

[1] Nach Hensel, welcher 117 männliche Schädel von Mycetes untersucht hat, beträgt der geringste Abstand der obern Schläfenlinien beider Seiten 8 Mm. von einander.

[2] Nach gütiger Mittheilung des Herrn Prof. Th. W. Engelmann, welche ich einige Zeit nach Absendung des Manuscripts vorstehender kleinen Arbeit erhalten habe, besitzt die Utrechter vergleichend-anatomische Sammlung den Schädel eines alten Männchens von Cebus capucinus, welcher einen deutlichen Scheitelkamm zeigt. Dass letzterer aus Verschmelzung der beiden, zu einer obern vereinigten, Schläfenlinien entstanden ist, wird auch durch diesen Schädel deutlich demonstrirt. Die Verschmelzung zu einem Kamme hat nur auf dem Stirnbein stattgefunden, während die hintern Abschnitte der beiden Schläfenlinien, welche den lang gestreckten Scheitelbeinen angehören, als divergente Knochenleisten in flacher, hinten etwas gekrümmterer, Curve zur Lambdanath laufen und die Pfeilnath noch nicht erreicht haben.

der vorderen Jochbeinwurzel und oberhalb der Crista infratemporalis bis gegen das Tuberculum spinosum hin ihren Ursprung, um sich an die Innenfläche des Processus coronoideus mandibulae sehnig zu inseriren.

Resumé.

1. An den Schädeln aller Affengattungen sind im mittleren Lebensalter jederseits zwei Schläfenlinien wahrnehmbar, welche der untern und obern Schläfenlinie des Menschen entsprechen und deren Ausprägung zur Entwickelung des Kauapparates in geradem Verhältnisse steht.

2. Abweichungen von dem Verhalten beim Menschen liegen a) in dem gestreckteren Verlaufe beider Linien, b) in dem Umstande, dass das Ende der untern Schläfenlinie nicht wie beim Menschen in einen, von oben schief abwärts zum horizontalen Schenkel der hintern Jochbogenwurzel gerichteten Knochenwulst auf der Aussenfläche der Squama ossis temporum übergeht, sondern dass letzterer horizontal von hinten nach vorn sich erstreckt und c) dass in andern Fällen das Ende der untern Schläfenlinie nicht in diesen Wulst auf der Pars squamosa, sondern in eine Crista an der nach unten gerückten Pars mastoidea sich verlängert.

3. An den Schädeln aus dem Ende des mittleren Lebensalters ist die untere Schläfenlinie nach stärkerer Entwickelung des Kauapparates und aufwärts gerückter oberer Grenze des Schläfenmuskels so sehr nach aufwärts gerückt, dass sie mit der obern Schläfenlinie zuerst bis auf das hintere Ende, später vollständig verschmolzen erscheint.

4. Die obern Schläfenlinien beider Seiten haben von einer Stelle ab dicht hinter ihrem Ursprunge aus der Crista frontalis externa einen nahezu parallelen Verlauf oder divergiren wenig an ihrem hintern Abschnitte.

5. Bei den Männchen mancher anthropoiden Affen (Gorilla, Orang) und andern altweltlichen Arten (Macacus, Cynocephalus) rücken die Schläfenlinien beider Seiten so sehr aufwärts, dass sie auf dem Stirnbein und an der Pfeilnaht mit einander verschmelzen und später zu einem Knochenwall, dem Scheitelkamm, sich aufthürmen können.

6. Da zugleich die Cristae frontales externae so sehr convergiren, dass sie an der, durch sie eingeengten, Glabella zusammen-

stossen, so erstreckt sich der Scheitelkamm von der Stirnglatze bis zur Mitte der Lambdanaht resp. des Occipitalkammes und ragt selbst als ansehnliche Protuberanz, wie bei den Carnivoren, nach hinten noch mehr aus dem Niveau der Schädeloberfläche hervor.

7. Der Schädel des Weibchens bleibt bei geringerer Ausbildung des Gebisses und des gesammten Kauapparates zeitlebens der gerundeten Gestalt des jugendlichen und mittleren Lebensalters näher. Es kommt hier nur zur Verschmelzung der Schläfenlinien jeder Seite in eine, die obere, ohne dass sie die Pfeilnaht erreichen: es kommt hier nie zur Bildung des Scheitelkammes.

8. Mehrere Gattungen der amerikanischen Affen Cebus fatuellus Erxl., Pithecia Satanas Geoffr., Hapale Geoffroyi ? Pucheron zeigen an den Schädeln alter Männchen Scheitelkämme, welche in jeder Beziehung den, von den altweltlichen Affen bekannten Scheitelkämmen entsprechen und sich von der Glabella längs der Mitte des Stirnbeins und über der Pfeilnath bis zur Mitte der Lambdanaht resp. des Occipitalkammes erstrecken. Bei den Weibchen der genannten Arten kommt, entsprechend dem Verhalten der Schädel der weiblichen altweltlichen Affen, der Scheitelkamm nicht vor.

9. Ebenso wie die Linea semicircularis temp. inferior. beim Menschen zeitlebens und die Linea semicirc. temp. sup. bei den Affen gegen Ende des mittleren Lebensalters und bei den Weibchen zeitlebens die obere Ursprungsgrenze des Schläfenmuskels darstellen, so bedeutet der Scheitelkamm, wo er vorkommt, sowohl bei den Affen der alten, als auch der neuen Welt, dass der Schläfenmuskel, resp. dessen Fascie bis über die Pfeilnaht hinaus sich erstreckt und stellt das Erweiterungsgebiet desselben über die ursprüngliche Schädeloberfläche hinaus dar. Er bringt das Resultat der tangential auf die Knochenmasse der Schädelkapsel einwirkenden Druck- und Zuggewalt des Schläfenmuskels zum Ausdruck.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXIV.

Figur 1. Männlicher Schädel in $^3/_4$ profil von Cebus fatuellus Erxl. Sehr altes Männchen.

Figur 2. Männlicher Schädel in $^3/_4$ profil von Pithecia Satanas Geoffr.

Figur 3. Männlicher Schädel in profil von Hapale Geoffroyi (?) Pucheron.

Figur 4. Weiblicher Schädel von Nyctipithecus trivirgatus Gray.

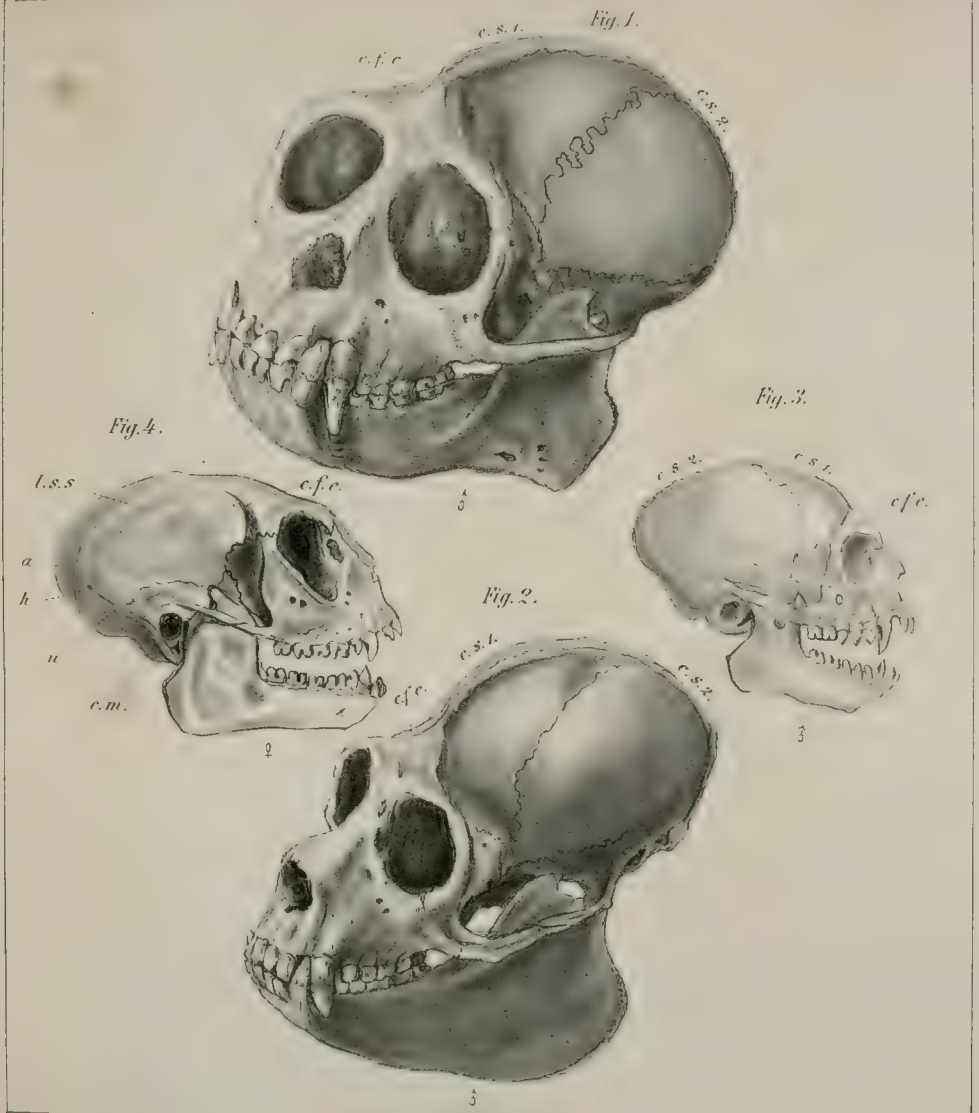
Für alle Figuren gemeinschaftliche Bezeichnungen.

c.f.e. Crista frontalis externa.

c.s. Crista sagittalis.

1. Der dem Stirnbein angehörige Theil der Crista.
2. Der der Sutura sagittalis angehörige Theil.

l.s.s. Linea semicircularis temp. superior bis *a* mit der inferior verschmolzen, von *a* ab in den hintern oder obern Schenkel (*h*) und in den untern oder vordern Schenkel (*u*) getheilt. Letzterer geht in die Knochenleiste *c.m.* an der Pars mastoidea des Schläfenbeins über.



auctor ad naturam delin.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Ueber die Furchung und Keimblätterbildung bei Calyptraea.

Von

Ant. Stecker

in Prag.

Mit Tafel XXXV und XXXVI.

Durch die besondere Güte des Herrn Ananiev in Odessa, dem ich hiermit meinen besten Dank abstatte, bin ich in den Besitz einer bedeutenden Anzahl von Calyptraea-Eiern gekommen, und damit in die Lage, betreffs der ersten Furchungsvorgänge bei Calyptraea, besonders aber über die Entstehung der Keimblätter einen klaren Ueberblick zu gewinnen. Die Entwickelung dieses Prosobranchiers ist zwar schon öfters Gegenstand näherer, ontogenetischer Untersuchungen gewesen, und es sind insbesondere die russischen Embryologen Stepanov und Salenski zu nennen, denen wir sehr wichtige und interessante Beiträge zur näheren Kenntniss der Entwickelungsgeschichte von Calyptraea verdanken.

Während nämlich Stepanov in seiner russisch geschriebenen Abhandlung[1]) hauptsächlich die Entwicklung der provisorischen Kopfblase beschrieb, lieferte Salenski zuerst eine ziemlich klare Beschreibung[2]) der Eifurchung und der zunächst folgenden Umände-

[1]) Степановъ, Исторія эмбріональнаго развитія Calyptraea, Харьковъ 1868. Leider ist mir trotz aller Mühe diese Abhandlung von Stepanov nicht in die Hände gekommen, so dass mir der Inhalt derselben nur aus Salenski's Angaben bekannt ist.

[2]) Salenski, W. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien; Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie 1872. XXII B., pag. 428 ff. T. XXXV—XXXVII.

rungen des Embryo. Auch die Keimblätterbildung ist von dem Letztgenannten richtig verfolgt und deutlich dargestellt worden: besonders ist hier seine Auffassung des Entoderms hervorzuheben.

Da es mir aber bei meinen Untersuchungen gelungen, einerseits zu einigen nicht unwesentlichen neuen Resultaten in Bezug auf die sehr interessante Bildung der Keimblätter zu gelangen, anderseits aber den von Stepanov und Salenski an Calyptraea-Embryonen angestellten Untersuchungen in mancher Hinsicht eine von der bisherigen verschiedene Deutung beizulegen, so habe ich mich entschlossen diese Zeilen, die als ein Nachtrag der von Stepanov und Salenski über Calyptraea veröffentlichten Abhandlungen zu betrachten sind, der Oeffentlichkeit zu übergeben.

Die Eier von Calyptraea werden nach deren Ablegung an verschiedene Gegenstände (Steine, Bruchstücke von Muscheln u. A.), an denen auch das Mutterthier festsitzend gefunden wird, angeklebt, und zwar, wie schon Salenski angibt, in glatten aus einer feineren umgebenden Hülle und einem flüssigen, feinkörnigen, eiweissartigen Inhalte bestehenden Eikapseln, die entweder von ellipsoidischer (ovaler) oder von birnförmiger Gestalt sind. Ob die Verschiedenheit in der Form der Eikapseln als ein specifischer Unterschied gelten kann, weiss ich nicht anzugeben, allerdings aber scheint es mir, dass hier zwei verschiedene Species zu unterscheiden sind, worauf sich auch die nicht zu übersehenden Abweichungen in der späteren, embryonalen Entwicklung der beiden Formen beziehen. In der feinkörnigen Flüssigkeit der Eikapsel schwimmen die einzelnen Eier frei umher; deren Zahl ist nicht constant, wie auch die Entwicklungsstufe der einzelnen Eier in einer und derselben Kapsel sehr verschieden sein kann. Ich schliesse mich hierin der Ansicht Stepanov's an, da ich, gegen die Angabe Salenski's, dass die einem und demselben Mutterthiere angehörenden Eier insgesammt in einem und demselben Entwicklungsstadium sich vorfänden, dieselben in verschiedenen, wenn auch nicht sehr von einander abweichenden Phasen der Entwicklung gefunden habe.

Die in den Kapseln eingeschlossenen Eier, in denen wir auf den ersten Blick zwei verschiedene Elemente unterscheiden müssen, werden einem totalen (inaequalen) Furchungsprocesse unterworfen. Die erwähnten Elemente sind eine grössere Kugel schwarzbrauner Masse und ein daraufliegender heller Tropfen einer ölartig aussehenden Flüssigkeit. Ueber die Bedeutung derselben wird uns die, diesem

Entwickelungsstadium vorausgehende Phase Aufklärung geben können. Das eben erwähnte Stadium zeigt nämlich die erste Anlage des Furchungsprocesses, wodurch zuerst der Unterschied zwischen dem animalen und dem vegetativen Eipole deutlich wahrnehmbar wird. Bei einer näheren Untersuchung ergibt sich, dass der grosse schwarzbraune Ballen eine dem Nahrungsdotter homologe Deutoplasmaportion vorstellt, während der helle ölartig aussehende Tropfen dem Bildungsdotter gleichzustellen ist. Das Deutoplasma des Nahrungsdotters besteht aus sehr kleinen Fettkügelchen und ist grobkörnig; durch die Anhäufung der Pigmentkörnchen und der Dottertropfen an dem der kleinen Protoplasmakugel entgegengesetzten Eipole bekommt die vegetative Partie des Nahrungsdotters ihre schwarzbraune Färbung. Der Nahrungsdotter ist mit einem deutlichen Kerne versehen. Das Protoplasma (der Bildungsdotter dagegen ist mit sehr feinen Körnchen gefüllt und erscheint als eine durchsichtige, feinkörnige Masse, mit einem deutlichen, grossen, braunen Kerne, der aus unzähligen kleinen Körperchen zusammengesetzt ist.

Das allererste Entwicklungsstadium von Calyptraea, welches zu untersuchen ich Gelegenheit fand, zeigte das Ei als nur mit dem deutoplasmatischen Elemente gefüllt vor: nach einiger Zeit klärte sich aber die Masse an dem später animalen Eipole, das Deutoplasma ward ein wenig durchsichtiger, welcher Vorgang (wie ich gleich einsah) nur von der Ansammlung der protoplasmatischen Masse an dieser Stelle herrührte. Nach einiger Zeit hat sich aber das immer trüber und undurchsichtiger gewordene Deutoplasma, weil schwerer, in die untere, das Protoplasma in die obere Hälfte des Eies zurückgezogen, und so durch eine totale Trennung den Nahrungsdotter und den Bildungsdotter deutlich gemacht. Dabei muss aber noch eines mir wichtig erscheinenden Umstandes erwähnt werden. In dem als allererstes bezeichneten Stadium ist nämlich ein dem Keimbläschen homologes Gebilde wahrzunehmen; da aber in dem nächstfolgenden Stadium, in dem der Nahrungs- und Bildungsdotter schon ganz von einander getrennt erscheinen, das Gebilde nicht mehr vorzufinden war (es hat sich unterdessen an derselben Stelle ein brauner Kern ausgebildet [1]), so scheint mir die Annahme gerechtfertigt zu sein, dass die Abscheidung des Protoplasma von dem Deutoplasma mit dem Schwinden des Keimbläschens im Zusammenhange steht. Die Son-

[1] Eine analoge Ausbildung eines braunen Kernes aus abgeschiedenen Körnchen des Protoplasma, an der Stelle des zu Grunde gegangenen Keimbläschens,

derung des Nahrungs- und Bildungsdotters ist also als die allererste Stufe des Furchungsvorganges zu bezeichnen.

Der von dem Bildungsdotter abgesonderte Nahrungsdotter beginnt sich dann weiter zu theilen.

Zwar geht dem Anscheine nach die Theilung zuerst an dem grösseren Nahrungsdotter vor sich, und man hat deswegen angenommen, dass erst, nachdem der Nahrungsdotter durch einen meridionalen und einen äquatorialen Axenschnitt in zwei und vier Segmente zerfallen ist, auch der Bildungsdotter sich zu theilen beginnt. Nach Salenski's Angabe sprosst nun, erst nach beendigter Theilung des Nahrungsdotters in vier Segmente, an einem bestimmten Pole einer jeden Furchungskugel je eine kleine, feinkörnige Zelle hervor, welche dann einen dem Nahrungsdotter aufliegenden Haufen bilden hilft (l. c. pag. 131).

Ich muss aber entschieden einer solchen Auffassung der Entstehung des Bildungsdotters bei Calyptraea entgegentreten, denn wie ich bereits angegeben, ist schon mit dem ersten Auftreten des Nahrungsdotters als solchem der protoplasmatische Bildungsdotter, und zwar in der Form einer vom Nahrungsdotter deutlich gesonderten Kugel vorhanden. Der Bildungsdotter zeigt bei sehr starker Vergrösserung schon in dem Momente, wo der Nahrungsdotter durch den meridianen Schnitt in zwei Hälften zerfällt, ebenfalls einen sehr feinen Einschnitt, der aber noch nicht so weit fortgeschritten ist, um eine Theilung zu Stande zu bringen. Später ist auch eine äquatoriale Furche wahrzunehmen. In diesem Stadium hat der Bildungsdotter anstatt seiner ursprünglichen kugelförmigen eine linsenförmige, in der Mitte stark comprimirte Gestalt. Zugleich aber nehmen die Nahrungsdottersegmente (Nahrungszellen), allem Anscheine nach in Folge einer Umdrehung von 90° in der Richtung des meridianen Axialschnittes zu dem Bildungsdotter eine solche Stellung an, dass je eine nun schon fertig dastehende Bildungszelle je einer grossen Kugel des Nahrungsdotters aufliegt. Die Bildungszellen sind ziemlich klein, feinkörnig, durchsichtig und mit einem grossen, braunen Kern versehen. Der braune Kern ist aus zahlreichen, sehr kleinen Körnchen zusammengesetzt. Auf diese Art lässt sich nun der Irrthum früherer Forscher erklären, nach welchen die kleinen Zellen

findet nach meinen Untersuchungen (s. Die Entwicklung der Chthonius-Eier im Mutterleibe und die Bildung des Blastoderms. Sitzungsber. der königl. böhm. Gesellsch. der Wissenschaften. 3. Heft. 1876) auch bei der Entwicklung der Scheerenspinnen statt.

des Bildungsdotters aus den grossen Furchungssegmenten des Nahrungsdotters, etwa in Folge einer Abscheidung, entstanden wären. Uebrigens ist diese Modification der Blastodermbildung, wie ich in meiner Abhandlung über Entwicklung der Chthoniuseier (l. c.) zu zeigen Gelegenheit hatte, anderswo wirklich vorhanden. Bei den Scheerenspinnen nämlich, sowie bei vielen anderen Arachniden (Ludwig) ist fast durch den ganzen Zerklüftungsprocess das den Bildungsdotter darstellende Protoplasma in den einzelnen Nahrungsdotterkugeln eingeschlossen, und kommt erst nach beendigter Furchung des Nahrungsdotters, als eine denselben umgebende Zellenschicht, aus den Centralhöhlen heraus. Die Zellen des Nahrungsdotters bilden dann das Entoderm, während die kleinen ausgeschiedenen Bildungszellen zu Exoderm werden.

Bei Calyptraea entstehen nun die ersten vier Bildungsdottersegmente durch eine regelmässige Furchung, nur mit der Modification, dass der meridionale und äquatoriale Schnitt erst dann in der Mitte der Bildungsdotterlinse zusammentreffen, also dieselbe in vier Zellen theilen, wenn der schon in vier Segmente getheilte Nahrungsdotter seine Axenumdrehung vollbracht hat. Der Nahrungsdotter bleibt nun, während einer weiteren Zerklüftung der Bildungszellen, eine Zeit hindurch dem Anscheine nach ganz unverändert. In der That ist aber auch er der Furchung unterworfen, nur geht dieselbe da nicht so rasch vor sich, wie an dem Protoplasma, das nach einer sehr kurzen Zeit, binnen welcher die Theilung des Nahrungsdotters in acht Segmente noch nicht beendigt ist, schon sechzehn Bildungszellen unterscheiden lässt. Die Bildungszellen sind sämmtlich mit deutlichen Kernen versehen und lagern sich so, dass sie sich immer mehr an der Oberfläche der grossen Nahrungszellen ausbreiten. Die nächstfolgende Theilung der Bildungszellen in 32, führt auch die Zerklüftung des Nahrungsdotters in acht Segmente herbei. Es ist nicht uninteressant die Anordnung der einzelnen Elemente in dem Eivolumen zu verfolgen. Mit der Theilung des Nahrungsdotters in acht Zellen erhält das Ei anstatt der früheren Kugelform eine mehr länglich-eiförmige Gestalt. Die Ursache liegt darin, dass sich die Nahrungszellen von den Keimzellen ein wenig entfernt und in der umfangreicheren Hälfte des eiförmigen Eies angereiht haben; zugleich haben sich aber die Bildungszellen in der oberen, animalen Hälfte des Eies so ausgebreitet, dass sie fast die Hälfte des Eies einnehmen. Die Furchungshöhle gelangt in diesem Stadium zu ihrem grössten Umfange. Bei der abermaligen Theilung der Dotterzellen in 16, welcher eine

Theilung der Keimzellen oder Bildungszellen in 64 und 128, zugleich aber eine Umwachsung fast der ganzen Dotterzellenoberfläche entspricht, zeigten die das Ei zusammensetzenden Formelemente im optischen Meridianschnitte folgende Anordnung: Die peripherischen Keimzellen bilden eine unter der Dotterhaut liegende, aus einer einfachen Schicht durchsichtiger, mit einem deutlichen Kerne versehener Zellen bestehende Blase, welcher gegen das Eicentrum zu eine andere aus grossen Kugeln bestehende Schicht der Dotterzellen folgt. Die Dotterzellen sind stark abgeplattet, mit einem deutlichen, braunen Kern versehen und bilden die Wand der inneren Höhle, welche durch eine kleine Oeffnung mit der Oberfläche communicirt.

Wir unterscheiden nun eine innere Höhle (Urdarmhöhle), eine innere und eine äussere Zellenlage. Die Baer'sche Höhle ist stark reducirt und erscheint in dieser Zeit nur als ein kleiner im Durchschnitte sichelförmiger Hohlraum zwischen den beiden Zellenlagen am animalen Pole des Eies.

Die äussere Zellenlage umwächst endlich, unter einer nochmaligen Theilung ihrer Elemente, zugleich aber bei einer Einstülpung sämmtlicher Dotterzellen in das Innere, wobei einige derselben auch in die Urdarmhöhle eindringen, gänzlich die Nahrungszellenlage; dadurch ist die eigentliche Furchung als beendet zu bezeichnen. Die Bildungszellen platten sich immer mehr ab. Die Keimhaut ist also theilweise gebildet und wir unterscheiden an ihr das vegetative Entoderm (Nahrungszellenlage) und das animale Exoderm (Bildungszellenschicht).

Die Entstehung des Blastoderms wurde schon von Salenski richtig aufgefasst. Auch erwähnt dieser ausgezeichnete Forscher der von Lacaze-Duthiers, Stepanov und Stuart angenommenen Erklärungen, nach denen sich, entweder aus den an dem animalen Eipole angehäuften Eizellen direct einzelne embryonale Organe entwickeln (Lacaze-Duthiers, Stepanov), oder das Blastoderma ganz unabhängig von den grossen Dotterzellen sich ausbildet (Stuart).

Zu dem was schon Salenski gegen die letztere Anschauung anführt, bemerke ich, dass Lacaze-Duthiers' und Stepanov's Annahme im engeren Sinne als richtig bezeichnet werden muss. Es entwickeln sich wirklich die embryonalen Organe wie Fuss, Velum etc. aus den kleinen Bildungszellen, wohl aber geht der Ausbildung die Umwachsung der Zellen um den Nahrungsdotter voraus. Dass Stepanov Embryonen vorgefunden zu haben angibt, die nur theilweise vom Blastoderm überkleidet waren, ist nur dadurch erklärlich, dass

er irrthümlicherweise nur die Bildungszellenschicht exclusive für das Blastoderm ansah. — Dass sich aber das Blastoderm ganz unabhängig von den grossen Dotterzellen ausbildet, wie STUART angibt, lässt sich nur durch den Irrthum erklären, dass die Keimzellen allein die Blastodermblase bilden sollten. Ueber die zweischichtige Blastodermblase bei Calyptraea schreibt SALENSKI folgendermassen: »In Folge des eben besprochenen Ueberwachsens der feinkörnigen Furchungskugeln über die grobkörnigen, stellt jetzt das Ei einen länglich-ovalen Körper dar, der aus zwei Schichten zusammengesetzt ist. Die erste Differenzirung der Embryonalzellen ist für die weitere Entwicklung des Embryo um so bedeutungsvoller, als diese Schichten zur Bildung von bestimmten Organen dienen, und zwar von denen, die aus den entsprechenden Keimblättern bei verschiedenen anderen Thierklassen entstehen. Darum halte ich es für ganz erlaubt, diese Schichten für Keimblätter zu nehmen. In Bezug auf das obere Keimblatt ist diese Annahme evident richtig, da dasselbe während der ganzen Entwicklungszeit sehr scharf abgegrenzt ist. Was die untere Schicht anbetrifft, so hat man sie früher als sogenannten Nahrungsdotter bezeichnet, weil dieselbe — nach früherer Auffassung — während der weiteren Entwicklung an Masse abnimmt, und also als Nahrungsstoff für den weiter sich entwickelnden Embryo dienen sollte. Es kann jedoch diese Abnahme keineswegs ein Hinderniss für die Auffassung der inneren Schicht, als unteren Keimblattes sein.« (l. c. pag. 432.)

Was die nach SALENSKI früher als Nahrungsdotter aufgefasste Schicht anbelangt, so scheint mir die Bezeichnung »Nahrungsdotter« trotz der späteren Function desselben als Entoderm ganz berechtigt zu sein. Man braucht nur die spätere embryonale Entwicklung von Calyptraea in's Augenmerk zu fassen, ohne an die Verhältnisse des unteren Keimblattes bei Euaxes erinnern zu müssen, und sogleich tritt die vegetative Bedeutung des deutoplasmatischen Entoderms klar hervor.

Auch die Blätterbildung von anderen Prosobranchien stimmt mit dieser von uns bei Calyptraea beschriebenen im Ganzen ziemlich überein. Die Entwicklung von Trochus geht fast in derselben Weise vor sich, nur tritt der merkbare Unterschied ein, dass die Furchung im Anfange mehr an die Furchung der in den ovalen Eikapseln eingeschlossenen Calyptraea-Eier erinnert wie ich später nachweisen werde. Es theilt sich nämlich bei Trochus die ganze Masse des Eies noch vor der characteristischen Abscheidung des Protoplasma

von dem Deutoplasma in zwei, dann in vier Segmente, deren jedes aber schon jetzt die zwei Elemente nach der verschiedenen Färbung derselben wahrnehmen lässt. Dann erst folgt die Sonderung des Bildungsdotters, und die Furchung, die ganz in gewöhnlicher Weise fortschreitet. — Was zunächst die von SELENKA beschriebene Eifurchung bei Purpura anbetrifft, ist auch diese bis auf die sonderbare Entstehung des inneren Keimblattes, der Zerklüftung bei Calyptraea ganz analog. Der Nahrungsdotter ist hier ausserordentlich gross, so dass die primär gefurchte Schicht der kleinen hellen Bildungszellen am animalen Bildungspole eine fast halbkugelförmige Kappe bildet. Diese umwächst die grosszellige, erst secundär gefurchte Masse der grossen, dunkeln Nahrungszellen. Hierauf schlägt sich der verdickte Rand der primären, hellen Keimschicht am untern Nahrungspole nach innen um und seine eingestülpte Verlängerung wächst nun als secundäre Keimschicht zwischen den grossen Dotterkugeln und der primären Keimschicht nach dem oberen Bildungspole zurück.

Diese Entodermbildung steht ganz vereinzelt unter den sonst bei den Prosobranchiern beobachteten Vorgängen da. Es fragt sich, ob es nicht richtiger wäre, die äussere Schicht als Exoderm, die grossen Nahrungszellen als Entoderm, die durch eine Einstülpung nach innen gelangenden Zellen aber als etwaige Derivate der Exo- und Entodermzellen, d. h. als ein dem Mesoderm homologes Gebilde zu bezeichnen. Dass eine solche Ausbildung des unteren Keimblattes immer unsicher bleibt, hat neuerdings auch CLAUS gezeigt, indem er in seiner Zoologie [1]) bei der Entstehung des Darmdrüsenblattes bei Purpura nach SELENKA ein Fragezeichen setzt. Uebrigens kann ich mich über diesen Gegenstand nicht mit Sicherheit aussprechen, da ich die Entwicklung von Purpura zu verfolgen noch keine Gelegenheit fand, und es doch immerhin möglich ist, dass

[1]) 3. Auflage, 1876. pag. 789. Dabei erlaube ich mir auf einen Fehler, der sich in die Darstellung der Furchung von Purpura nach SELENKA eingeschlichen hat, aufmerksam zu machen. Es heisst dort: »Dagegen ist nach SELENKA bei Purpura schon die erste Dottertheilung ungleichmässig. Aus der grössern Kugel, die sich nun viel rascher furchen soll, geht der Nahrungsdotter, aus der kleineren der Bildungsdotter hervor, welcher von dem ersteren bis auf eine Stelle umwachsen wird.« Hier ist wohl eine Verwechslung des Bildungsdotters mit dem Nahrungsdotter eingetreten, da es bereits bekannt ist, dass der Bildungsdotter den Nahrungsdotter umwächst, aber nicht umgekehrt. Auch geht die Furchung des Nahrungsdotters nicht viel rascher vor sich; der Nahrungsdotter bei Purpura hat eine secundäre Zerklüftung.

das untere Keimblatt auf solche Weise entsteht, was freilich ein Uebergang zu einer anderen Furchungsart wäre. Die Entwicklung von Purpura erinnert in der That eher an die diskoidale, als an die für die Gastropoden, und speciell für die Prosobranchien so characteristische inäquale Furchung.

Nicht nur die Prosobranchien, auch die zu den Opisthobranchien gehörende Aplysia, deren Entwicklung ich weitläufig verfolgen konnte, zeigt eine ähnliche Blätterbildung wie Calyptraea[1]. Ausser bei

[1]) Hier sei es mir erlaubt, aus meinen zahlreichen embryologischen Beobachtungen eine auf die Entstehung der drei Keimblätter bei Aplysia bezügliche in Kürze mitzutheilen. Die Eier von Aplysia findet man im mittelländischen Meere in ungemein grosser Anzahl; dieselben werden gewöhnlich in langen Laichschnüren abgesetzt, und schwimmen frei umher. Das von einer ziemlich festen Dotterhaut umgebene Ei lässt schon am Anfange seiner Entwicklung die zwei Hauptelemente d. i. das Proto- und Deutoplasma unterscheiden, und zwar zerfällt daselbst der ganze dem Anscheine nach homologe Einhalt zuerst in zwei Ballen, die sich an den beiden Eipolen so ansammeln, dass der dem animalen Pole zukommende Ballen klar, durchsichtig und feinkörnig, während die dem vegetativen Pole entsprechende Plasmaportion trübe, grobkörnig und von den hier angehäuften Dottertropfen gelblich gefärbt erscheint. Sodann theilt sich jede der zwei Kugeln in zwei kleinere, so dass wir nun zwei Bildungs- und zwei Nahrungszellen vor uns haben. Die Zerklüftung erfolgt anfangs ganz regelmässig, nach einer Zeit aber erlahmt die Furchungsfähigkeit der Nahrungszellen, und so geht der Zerklüftungsprocess nur an dem Bildungsdotter vor sich, und zwar so rasch, dass nach einer ziemlich geringen Zeit die grösseren, gelblichbraunen Nahrungszellen von den Bildungszellen gänzlich umsponnen sind. Dadurch entsteht nun auf ähnliche Weise wie bei Calyptraea das Blastoderm, und zwar ein mehrschichtiges Exoderm, und ein einschichtiges aus den Nahrungszellen bestehendes Entoderm. Zwischen den beiden Blastodermzellenlagen, d. h. zwischen dem Ento- und Exoderm entstehen nun die Mesodermzellen; nach einer etwaigen Trennung des Entoderms von dem Hautsinnesblatte reissen sich nämlich zuerst von dem oberen Keimblatte einige grössere Zellen ab, die meist von kugeliger Gestalt (die Zellen des eigentlichen Exoderms sind meist pflasterförmig angereiht), mit einer grossen Anzahl von gröberen Körnchen gefüllt sind. Dieselben schwärmen eine Zeit lang in der durch die Sonderung der zwei Keimblätter entstandenen, im Durchschnitt sichelförmigen Lücke, die nicht mit der Baer'schen Höhle identificirt werden darf, frei umher, setzen sich dann an einer Stelle des unteren Keimblattes fest, werden offenbar in Folge einer Aufnahme des Deutoplasmas umfangreicher, und zerfallen endlich in zwei, vier u. s. w. Durch neue Abreissungen von Exodermzellen und durch Theilung derselben nach vorausgehender Volumzunahme entsteht das Mittelblatt, dessen Zellen sehr characteristisch und an Querschnitten gleich zu erkennen sind. Sie sind nämlich kugelrund, von aschgrauer Farbe und mit kleinen Körnchen dicht gefüllt, manchmal auch mit Dottertropfen wie vollgepfropft.

Die Blätterbildung von Aplysia weicht also nicht sehr von jener bei Calyptraea ab. Die Hauptpuncte bleiben wie bei den Prosobranchien, so auch bei den Opisthobranchien so ziemlich dieselben.

Aplysia habe ich auch bei Pleurobranchaea die Blätterbildung untersucht; dieselbe geschieht ziemlich in derselben Weise, wie bei Aplysia, so dass sie keiner näheren Auseinandersetzung bedarf.

Was nun zunächst wieder die Furchung von Calyptraea anbelangt, habe ich bereits oben einen Unterschied in der Entwicklung der Eier in den birnförmigen, von denen in den ellipsoidischen Kapseln festgestellt, und habe schon dort bemerkt, dass man es möglicherweise mit zwei verschiedenen Arten zu thun habe. Die Verschiedenheiten, denen man in der ersten embryonalen Entwicklung der beiden Eierarten begegnet, lassen auf eine solche verschiedene Abstammung der Eier schliessen, die vielleicht sogar einer generischen Differenz entspricht. Die von mir bereits beschriebene Entwicklung bezieht sich auf diejenige Calyptraea-Art (Calyptraea sinensis?) welche ihre Eier in birnförmige Kapseln einschliesst. Ein wenig anders gestaltet sich der Zerklüftungsprocess bei den in ellipsoidischen Kapseln eingeschlossenen Eiern. Dieselben sind zwar auch einem totalen Furchungsvorgange unterworfen, nur tritt bei ihnen der strenge Unterschied zwischen der Bildungs- und Nahrungsdottermasse erst bei einer ziemlich vorgerückten Theilung ein. Das mit einer homogenen, schwärzlichen Dottermasse angefüllte Ei theilt sich, nachdem das dem Keimbläschen entsprechende Gebilde bereits durch einen grossen dunkeln Kern ersetzt ist, in zwei ziemlich gleiche Furchungskugeln; nach einer Zeit theilt sich jede dieser Kugeln durch eine dem Aequator parallele, aber dem einen Pole näher liegende Ringfurche in vier Zellen. Schon diese Theilung führt eine Sonderung der beiden Protoplasmamassen mit sich, die dem animalen Pole zukommende Hälfte wird heller, während die vegetative schwarzbraun bleibt. Die darauf folgende Theilung der Furchungskugeln macht nun den Unterschied zwischen den beiden Elementen ganz deutlich, indem wir nun vier, klar ausgesprochene »Nahrungszellen« und vier kleinere »Bildungszellen« unterscheiden. Die Bildungszellen vermehren sich viel rascher, weil die Theilungsfähigkeit der Nahrungszellen frühzeitig erlahmt. Zuerst wird nun die das Exoderm bildende Schicht von Bildungszellen als eine concave, einer Klappe ähnlichen Lage an dem animalen Pole sichtbar, durch die fortdauernde Theilung der Zellen aber breitet sich die Kappe immer mehr und mehr aus, während zugleich die Nahrungszellen in der vegetativen Hälfte sich convex anordnen. Bisher begrenzten die Bildungszellen die Baer'sche oder Furchungs-Höhle am animalen, die Nahrungszellen aber am vegetativen Pole; bei abermaliger Theilung breiten

sich aber die Bildungszellen aus der animalen Eihälfte über die vegetative und umwachsen die Nahrungszellen, diese aber drängen in Folge dessen in die Furchungshöhle ein und füllen dieselbe immer mehr aus, bis von ihr nur eine im Durchschnitt sichelförmige Lücke am animalen Pole verbleibt. Dabei wird das Ei länglich-eiförmig, die Bildungszellen umgeben die Dotterzellen immer mehr, so dass endlich das Ei im optischen Meridianschnitte, nach beendigter Furchung so aussieht, wie ich es schon früher beschrieben habe, nachdem das Blastoderm sich bereits entwickelt hatte.

Nach dieser Darstellung des Furchungsvorganges und der Entstehung zweier Keimblätter bei Calyptraea sei noch die Entstehung des dritten (mittleren) Keimblattes, wie ich sie an zahlreichen Embryonen beobachten konnte, erklärt.

Wie Salenski richtig bemerkt, geht der Ausbildung des Mittelblattes eine Anhäufung von Zellen an derjenigen Stelle des Embryo voraus, welche später zur Bauchseite werden soll. Dies geschieht folgendermassen: Nachdem sich die Bildungs- und Nahrungszellen in das zweischichtige Blastoderm verwandelt haben, d. i. nachdem das Darmdrüsen- und Hautsinnesblatt ganz ausgebildet dastehen, beginnen auf der Bauchseite des Embryo nahe am Urmunde die Zellen des Exoderms sich von den Zellen des Entoderms, denen sie bisher dicht anlagen, ein wenig abzuheben. Durch diese Trennung der beiden Keimblätter, wobei die Zellen des Entoderms ihre Lage nicht ändern, entsteht nun zuerst an der eben bezeichneten Stelle aussen eine ovale Ausstülpung, innen aber eine im Durchschnitt sichelförmige Lücke, die sich nach und nach um das ganze Entoderm ausbreitet und einen fast hohlkugelförmigen Raum bildet, so dass nach einiger Zeit das obere Keimblatt, von dem unteren überall entfernt erscheint. An derjenigen Stelle nun, wo der Anfang der Trennung gewesen, und wo die Lücke immer umfangreicher bleibt, reissen sich, noch vor der totalen peripherischen Trennung, von dem oberen Keimblatte einige Zellen ab, welche schon längere Zeit durch ihre ausserordentliche Grösse und meist ovale Gestalt mir auffallen. Diese Zellen will ich vasculäre Zellen nennen; sie unterscheiden sich sehr scharf von den Bildungs- und Nahrungszellen: sie sind, wie bemerkt, oval und meist von aschgrauer Farbe; in ihrem Innern zeigen sie nebst unzähligen kleinen Körnchen auch kleine Vacuolen. Was die Frage von deren Entstehung anbelangt, so kann ich leider keine genügende Auskunft darüber geben. Es sind dies vielleicht Zellen, welche durch das Zusammenfliessen einer Anzahl von Exo-

dermzellen entstanden sind, und welche ich zuerst auf derjenigen Stelle plötzlich entstehen sah, wo das Hautsinnesblatt in das Darmdrüsenblatt übergeht. Sie zeigen Bewegungserscheinungen, und vermehren sich sehr rasch. Ihre Bedeutung ist für die Entstehung des mittleren Keimblattes von grösster Wichtigkeit, wenn sie auch keineswegs als Mittelblattzellen anzusehen sind. Wie oben bemerkt reissen diese Zellen sich nach vorausgegangener Trennung von dem oberen Keimblatte ab, schwärmen eine Zeit lang umher, setzen sich dann an das untere Blatt fest, und werden wie bei Aplysia möglicherweise in Folge etwaiger Aufnahme deutoplasmatischer Elemente umfangreicher; zugleich tritt eine Vermehrung ihrer Vacuolen ein. Plötzlich löst sich die so gestaltete Zelle ab und zerfällt in eine Anzahl kleiner rundlicher, mit deutlichen Kernen versehener Zellen: diese neuen Zellen gruppiren sich nebeneinander, vermehren sich durch endogene Zellbildung (d. i. durch neue Theilung), und bilden so nach einiger Zeit eine ziemlich dicke, mehrschichtige Masse, welche nunmehr das eigentliche Mittelblatt vorstellt.

Dieser wichtige Vorgang bei der Zellenbildung wurde von mir zuerst an derjenigen Stelle beobachtet, die der oben erwähnten Ausstülpung der Keimhaut entspricht. Die Mittelblattzellen füllen zuerst die früher erwähnte Lücke aus, und verbreiten sich allmälig um das ganze Entoderm. Es sind nun am Ei drei Schichten erkennbar, das einschichtige aus platten, durchsichtigen Protoplasmazellen bestehende Exoderm, das aus kugelrunden, aschgrauen und kernreichen Zellen zusammengesetzte, mehrschichtige Mesoderm, dessen Zellen als protoplasmatisch und deutoplasmatisch zugleich zu bezeichnen sind, und das einschichtige aus grossen bräunlichen Deutoplasmazellen gebildete Entoderm.

Schon Salenski ahnte die Entstehung des Mittelblattes aus Zellen des oberen Keimblattes, konnte aber die unmittelbare Ausbildung desselben nicht verfolgen. Er äussert sich darüber in seiner vortrefflichen Abhandlung ungefähr wie folgt: »Das Wichtigste was man in dem unmittelbar folgenden Stadium bemerkt, ist die Anwesenheit einer Zellenschicht zwischen dem oberen und unteren Keimblatt. Diese Schicht ist nämlich das mittlere Keimblatt, daraus hauptsächlich die Muskeln in Fuss und Kopfblase, sowie auch das Herz sich entwickeln. Die Zellen dieses mittleren Blattes unterscheiden sich sehr scharf von denen des oberen; sie sind oval, sehr abgeplattet, und besitzen ein sehr feinkörniges und dunkles Protoplasma, während die des oberen Keimblattes durch cylindrische Gestalt und helles

Protoplasma sich auszeichnen. — Was die Frage über die Entwicklungsweise des mittleren Blattes betrifft, so lässt sich leider darüber keine genügende Auskunft geben. Die Möglichkeit liegt nahe, dass dasselbe aus dem oberen Blatte entsteht. Das mittlere Blatt scheint zuerst nur an der Bauchseite resp. an Fuss und Kopfblase des Embryos angelegt zu sein: später erst geht es auch auf die Rückenseite des Embryo über, um an der Bildung verschiedener muskulöser Organe Theil zu nehmen.« (l. c. pag. 433, 434.)

Wohl ist in dieser Darstellung der Umstand nicht zu übersehen, dass Salenski von einem »einschichtigen, aus stark abgeplatteten Zellen bestehenden Mittelblatte« spricht. Diese unseren Ergebnissen entgegenstehende Annahme ist vielleicht dadurch zu erklären, dass Salenski nicht die eigentlichen Mesodermschichten, sondern die denselben vorausgehende Lage der »vasculären Zellen«, aus denen erst die Mesodermzellen entstehen, für das Mittelblatt hielt. Die vasculären Zellen sind in der That oval, bestehen aus dunklem Protoplasma und erscheinen stellenweise auch als zusammenhängende Schicht.

Mit der Ausbildung des Mittelblattes, dessen Zellen richtig nach Salenski zur Bildung der Muskeln und der Kreislaufsorgane dienen, steht die Entstehung der sog. Kopfblase in naher Verbindung. Obwohl schon Stepanov die Ausbildung derselben nach Salenski ausgezeichnet beschrieben hat, so erlaube ich mir doch einige Worte über diesen wichtigen Vorgang beizufügen, zumal da mir Stepanov's Abhandlung, wie bemerkt, trotz aller Mühe unzugänglich geblieben, so dass die folgende Darstellung der Entstehung der Kopfblase auf meinen unmittelbaren Beobachtungen basirt.

Wie bemerkt stülpt sich die oberflächliche Zellenlage des Exoderms an einer Stelle der Keimhaut aus, wodurch eine ovale Ausbuchtung derselben bewirkt wird. Nun bemerkt man in der Mitte dieser Ausbuchtung eine zuerst sehr kleine, en façe halbmondförmige Einsenkung. Diese nimmt nach und nach an Tiefe und Grösse zu und zwar so, dass sie nach einiger Zeit, indem sie durch Verlängerung ihrer Enden stark hufeisenförmig wird, eine von ziemlich hohen Seitenwänden (den späteren Anlagen des Wimpersegels) umgrenzte Falte darstellt. Am senkrechten Längsschnitte durch die Mittellinie der Grube unterscheiden wir zunächst eine Hebung der Keimhaut, dann eine plötzliche Senkung derselben, indem sich die Keimhaut hier umschlägt und ein wenig in entgegengesetzter Richtung als bisher, also nach hinten anstatt nach vorn sich fortsetzt. Bald jedoch sich wieder umbiegend und wieder vorwärts strebend, erreicht die

Keimhaut allmälig ansteigend ihr ursprüngliches Niveau. Die Grube hat sich also nicht blos in der verticalen Richtung vergrössert, sondern auch mit der Längsaxe des Eies parallel gegen den animalen Pol zu ausgebreitet. Dies ist die erste Anlage der Kopfblase. Im Längsschnitt erscheint das Gebilde ziemlich wie eine ƨ-förmige Falte. Nun wächst die Kopffalte weiter, die obere Krümmung schreitet fortwährend nach vorn vor, während der untere Bogen immer mehr nach hinten dringt, so dass dadurch beide Einstülpungsräume immer länger werden. Die obere Krümmung des ƨ gehört einem röhrenförmigen Vorsprunge an, die untere entspricht einer die Kopfblase als eine stark hufeisenförmige Grube umziehenden Vertiefung. Ich sage »Kopfblase«, da der von der obern Krümmung umzogene Vorsprung nach einer Volumzunahme in Folge einer durch Ansammlung einer durchsichtigen, eiweissartigen Flüssigkeit in der Röhre entstehenden Auftreibung, zu dem eigentlichen, von Stepanov als »Kopfblase« bezeichneten Organe wird. (Eine Analogie mit der Bildung des Kopfes bei einem Hühnchenembryo.) Die hufeisenförmige Grube, welche oben von der Kopfblase, seitwärts von den Anlagen des Wimpersegels begrenzt ist, ist als die allererste Anlage des Vorderdarms zu bezeichnen.

Was zunächst den histologischen Bau der Kopfblase anbetrifft, so unterscheiden wir nach Salenski folgende Umänderung der Zellen der drei Keimblätter: Die Exodermzellen stellen die ganze Entwicklung hindurch eine durchgängig homogene Substanz dar, in der grosse Kerne wahrzunehmen sind; die Mesodermzellen nehmen eine spindelförmige Gestalt an, dehnen sich durch die ganze Höhle der Blase zwischen dem oberen und dem unteren Keimblatte, und heften sich an beide mit ihren Enden fest. Die Entodermzellen dringen nicht mit in die Kopfblase ein, und bleiben noch ohne irgend eine wichtige Veränderung. Zwischen ihnen und der Kopfblase sammelt sich diejenige eiweissartige Flüssigkeit an, welche die ursprüngliche Auftreibung der Kopfblase bewirkte. Dieselbe ist vielleicht mit der von mir bei Chernetidenembryonen beobachteten eiweissartigen Flüssigkeit zu vergleichen (s. Entwicklung der Chthonius-Eier, l. c. pag. 9, 10), über deren Bedeutung bisher nichts Sicheres angegeben werden kann.

Erklärung der Abbildungen.

a. Exoderm.
b. Entoderm.
c. vasculäre Zellen.
d. Mesoderm.
fh. Furchungshöhle.
uh. Urdarmhöhle.
kf. Kopffalte.
kb. Kopfblase.
ws. Wimpersegel.

Tafel XXXV.

Figur 1. Ein Furchungsstadium von Calyptraea mit zwei Dotterzellen.
Figur 2. Ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium mit vier Nahrungsdottersegmenten.
Figur 3. Ein Stadium mit vier Bildungszellen und vier Nahrungszellen.
Figur 4. 5. Zwei Furchungsstadien mit fortgeschrittener Blastodermbildung.
Figur 6. Ein Furchungsstadium, in welchem die Furchungshöhle am animalen Pole von den Bildungszellen, am vegetativen von den Nahrungszellen begrenzt ist (optischer Durchschnitt).
Figur 7. Ein älteres Stadium ebenfalls im optischen Durchschnitte.
Figur 8. Das Gastrulastadium im optischen Meridianschnitte; die Furchungshöhle nur als eine sichelförmig erscheinende Lücke, die Urdarmhöhle in ihrer grössten Entwicklung dargestellt.
Figur 9. Ein Längsschnitt durch die Ausstülpung des Exoderms. (Die Mesodermzellen in Bildung begriffen.)
Figur 10. Ein Längsschnitt durch die Ausstülpung mit der ersten Anlage der späteren Kopffalte.
Figur 11. Kopfblase, Wimpersegel und Fuss von oben (en façe) gesehen.
Figur 12. Dasselbe von der Seite dargestellt.
Figur 13. Die Kopfblase im optischen Längsschnitte (die Mesodermzellen bereits als Muskelzellen wahrnehmbar).
Figur 14. Ein Querschnitt durch die ausgebildete Kopfblase und die Wimpersegel.

Primitivrinne und Urmund.

Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens.

Von

A. Rauber

ao. Professor in Leipzig.

Mit Tafel XXXVII u. XXXVIII.

Durch eine frühere Untersuchung habe ich die Aufgabe zu erledigen gesucht, die beiden primären Blätter des Hühnerkeims, nachdem ihre Bildungsweise festgestellt worden war, in ihrer allmäligen Ausbreitung über die Oberfläche der grossen Dotterkugel bis zu deren endlicher Umschliessung mit den neueren Hülfsmitteln der Beobachtung zu verfolgen, diese Umwachsung selbst aber zu beurtheilen [1]. Die Forderung einer solchen Untersuchung war schon von Oken [2] an Pander gestellt worden. Baer's rastlosen, durch eine glänzende Beobachtungsgabe unterstützten Bemühungen war es gelungen, dieser Forderung in einer das damalige Bedürfniss völlig befriedigenden Weise zu genügen; ja seine Auffassung der vorliegenden Verhältnisse übertrifft an innerem Gehalt diejenige seiner nächsten Nachfolger. Nach ihm umwächst, um nur das Thatsächliche anzuführen, das obere und untere Keimblatt die Dotterkugel; nur über den endlichen Verschluss derselben zur doppelblättrigen Blase war er seiner Angabe zufolge im Unklaren geblieben.

[1] Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876. W. Engelmann.

[2] Isis 1817 und 1818. Bemerkenswerth dürfte sein, dass Oken den Embryo nicht aus Blättern, sondern aus ebensovielen Blasen entstehend sich dachte.

Fig 1

Fig 2

Fig 3

Fig 4

Fig 5

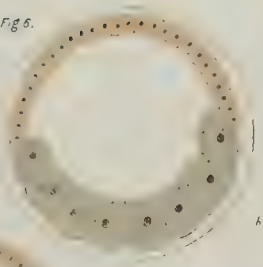


Fig 6.

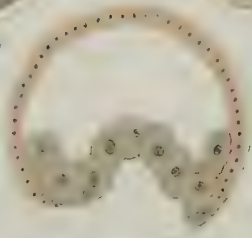


Fig 7

Fig 8

Fig 11

Fig 9

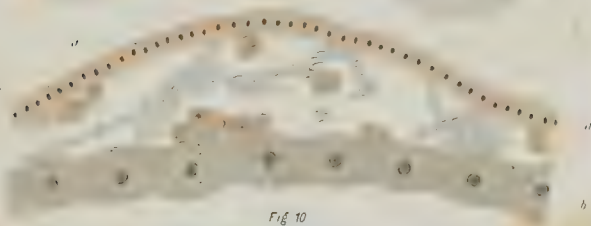


Fig 10

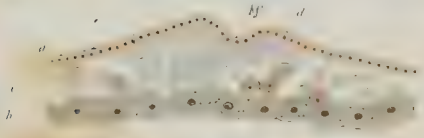


Fig 13

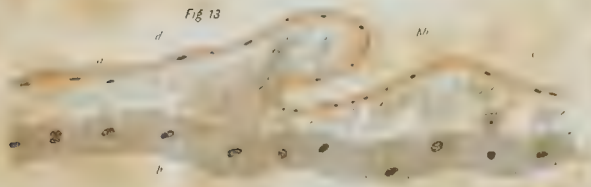


Fig 14

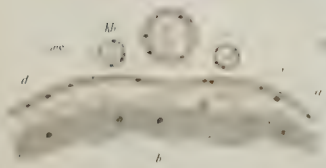


Fig 12

In der Folgezeit der Forschung bis zur Gegenwart hatte, wie der embryonale Theil der Keimscheibe, so auch der ausserembryonale höchst mannigfache und untereinander unvereinbare Wandlungen seiner Auffassung durch die verschiedenen Beobachter zu erfahren. Es bedarf nicht ihrer Aufzählung. Sie sind Jedem, welcher der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens Interesse widmet, um so frischer im Gedächtniss, als KÖLLIKER's neues Handbuch eine zwar gedrängte, aber anziehende Schilderung derselben entwirft. Langsam und unter grossen Mühen der Theilnehmer wuchs das Gebäude, das wir jetzt vor uns aufgerichtet sehen; diesem Eindruck wird sich Niemand bei dessen ruhiger Betrachtung gegenwärtig entziehen können. An eine Vollendung jedoch kann trotz Allem vorerst noch nicht gedacht werden.

KÖLLIKER selbst gibt Beiträge zur Kenntniss der ausserembryonalen Keimscheibe. Ihm wie vorher BAER hat der ausserembryonale Theil der Keimscheibe noch einen andern Werth als den, Material für die Ernährung des Embryo herbeizuführen. Er würdigt die morphologische Seite dieses Aussentheils, bezüglich deren Deutung ich allerdings nicht mit ihm übereinstimmen kann[1]. Im Uebrigen aber lässt sich nicht läugnen, dass in der auf BAER's bezügliches Werk folgenden Zeit jener Aussentheil an Bedeutung sehr abgenommen hatte und in der Leistung einer einseitig histiologisch-physiologischen Rolle vollständig untergegangen war.

Anders also — und auch ich habe dieser Auffassung das Wort zu reden gesucht — liegt die Sache gegenwärtig. Der Hühnerembryo ist wieder nur ein besonders weit fortgebildeter Theil der gesammten Keimscheibe und nur in Verbindung mit dieser einem andern Embryo vergleichbar; oder auch, beide Theile zusammengenommen, die embryonale Sprosse und der Aussentheil, stellen den wirklichen Hühnerembryo dar, dessen beide Theile morphologisch nicht von einander getrennt werden können. Ein in seiner Ausdehnung und Zusammensetzung bekannter Bezirk des Aussentheils wird bei voranschreitender Entwicklung der embryonalen Sprosse zwar regressiv und fällt der Vernichtung anheim, nichtsdestoweniger aber ist er unentbehrlich für die Gewinnung eines Verständnisses des Embryo, um

[1] KÖLLIKER vergleicht der Entodermeinstülpung niederer Wirbelthiere und vieler Wirbellosen die Bildung der Mundbucht des Hühnchens. Sein Widerspruch gegen meine Deutung des Urmundes beruht möglicherweise blos auf einem wenn auch unwesentlichen früheren Missverständniss meiner vorläufigen Mittheilung von Seiten ERNST HAECKEL's.

so mehr, wenn man letzteren nicht aus ihm selbst erklären will, sondern vielmehr durch Vergleichung.

Gerade das innere Verhältniss des embryonalen Bezirks der Keimscheibe zum ausserembryonalen zur Anschauung zu bringen, ist nun die Aufgabe der folgenden Untersuchung. Es handelt sich dabei in erster Linie um die Erklärung der so merkwürdigen Randstellung des embryonalen Bezirkes und der Bedeutung der Primitivrinne.

Der Primitivrinne insbesondere ist seit ihrer Entdeckung durch Reichert mit Recht von den meisten Embryologen die grösste Aufmerksamkeit gewidmet worden: sie ist noch heute ein Lieblingsobject der embryologischen Forschung. Erwägt man aber die darüber zu Tage getretenen Anschauungen, so drehen sie sich fast ausnahmslos um einen einzigen Punct, nämlich um ihr Verhältniss zur Medullarrinne. Balfour und Foster [1]) machen hierin eine rühmliche Ausnahme und betreten einen neuen Weg, sei es, dass sie zu unbewiesenem Ziele gelangen oder im Allgemeinen Richtiges treffen. Sie vermuthen in der Primitivrinne, die sie freilich gänzlich hinter dem wachsenden Embryo verkümmern lassen, ein unbrauchbar gewordenes Erbstück von Ahnen, in deren Körper sie eine wesentlichere Leistung zu erfüllen hatte. So annehmbar auch diese Vermuthung klingen mag, so entbehrt sie doch der Herbeiziehung von Gründen, die ihr etwa zur Rechtfertigung dienen könnten. Die Nichtbenutzung für den embryonalen Leib, die übrigens nur das hintere Ende der Primitivrinne betrifft, kann noch nicht als eine wirkliche Begründung angesehen werden. Die Randstellung findet keine Betonung.

Einen andern Weg der Erklärung betritt Kölliker; man kann ihn in Kürze den deuterogenetischen Weg nennen. Die Furchung läuft, wie er gezeigt hat, asymmetrisch ab, der Furchungsmittelpunct liegt excentrisch. Die excentrisch in der Furchung bevorzugte Stelle deutet möglicherweise schon zu so früher Zeit die excentrische Lage des Primitivstreifens an; zu beiden Seiten von dessen Längsaxe erhebt sich darauf durch stärkeres Wachtsthum hierselbst je eine leichte Falte, die Primitivfalten K. [2]) darstellend, und zwischen ihnen liegt alsdann eine Furche, die Primitivrinne.

[1]) Entwicklungsgeschichte, übersetzt von Kleinenberg. Leipzig 1876. W. Engelmann.

[2]) Die Primitivfalten Kölliker's sind nicht zu verwechseln mit den Primitivfalten Pander's; letztere stellen die Medullarfalten vor. Kölliker ist, wie seine Darstellung ergibt, der Annahme der Bildung der Körperform durch einen Faltenmechanismus nicht abgeneigt; doch will er den Zellen grössere Selbst-

Dies ist nun allerdings in gewissem Sinne, nach einer Seite der Sache hin eine Erklärung, d. h. eine Ableitung der spätern Form aus der früheren und Niemand wird bei dieser Deutung ihr vielleicht widersprechen wollen, ja in gewisser Beziehung ganz dadurch befriedigt sein. In höherem Betracht kann ich jedoch in ihr nur eine Umschreibung erkennen.

Hier ist nun wiederum ein Punct, an welchem angelangt zwei Richtungen der organischen Naturbetrachtung sich zu befehden scheinen, während in Wirklichkeit blos ihre Objecte verschieden sind. Da vorliegende Untersuchung mit ihrem Ziel auf vergleichend embryologisches Gebiet eintritt, so kann sie nicht umhin, ihre allgemeine Stellung zu jener Frage in Kürze anzudeuten, in Bezug auf Ausführlicheres jedoch auf einen anderen Aufsatz hinzuweisen[1]). Ein Beispiel orientirt über die obwaltenden Verschiedenheiten am leichtesten. Es ist das Object der einen Richtung, die Zeugung und Entwicklung von Hühnern u. s. w. auf Grund schon vorhandener Hühner, d. i. die Wiederzeugung von Hühnern u. s. w. zu betrachten. Es ist das Object der andern Richtung dagegen, die Entwicklung des oder der ersten Hühnchen und ebenso das erste Auftreten aller andern Thierformen, d. i. die Erstzeugung der verschiedenen Thierformen zu erklären. Das Object der einen Richtung ist kurz die Erstzeugung, das Object der andern die Wiederzeugung der Organismen. Beide Gebiete können nicht willkürlich mit einander vermengt, sondern müssen streng auseinandergehalten werden. Beide Richtungen sind ihren Anfängen nach uralt und mit Recht fast immer als von einander verschieden angesehen worden.

Die Frage der Erstzeugung der verschiedenen Thierformen war als Gegenstand der Naturforschung bis in die neuere Zeit in so entlegene Fernen gerückt, dass man sich damit begnügte, mit Ausnahme niederster Organismen blos nach der Wiederzeugung zu forschen und die ernstere grössere Frage kaum mehr beachtete. Darin liegt aber gerade der Fortschritt der neueren entwicklungsgeschichtlichen Anschauungsweise, dass die Frage der Erstzeugung der Thierformen aus dem Bereich naturphilosophischer Speculation in das Gebiet der Erfahrungswissenschaft mehr und mehr einrückt und einer experi-

---

ständigkeit gewahrt wissen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass Oken dem Faltenmechanismus Pander's selbst ohne jene Einschränkung den Sieg zuerkannte (Isis 1817, pag. 1533), mit übrigem derben Ton dadurch versöhnend.

[1]) Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig 1876, Juli. »Variabilität der Entwicklung«.

mentellen Bearbeitung zugänglich gemacht ist, deren Ergebnisse Rückschlüssen auf den historischen Vorgang der Formenbildung den Weg sichern müssen.

Betrachtungen der Wiederzeugung nun, deuterogenetische Betrachtungen, befriedigen ihre Absicht damit, dass sie auf das befruchtete Ei zurückgehen und in der besonderen Wirkung des Samens auf das Ei, wo solcher erforderlich zur Einleitung der individuellen Entwicklung, die Erklärung der folgenden Gestaltungsvorgänge suchen. Sie leiten die späteren Gestalten aus deren Keimen ab und setzen also alle Organismen einfach als schon vorhanden voraus.

Protogenetische Betrachtungen dagegen setzen nicht alle Organismen schon voraus, sondern suchen im Gegentheil das erste Auftreten der verschiedenen Thierformen zu erklären, zu einem Theile dadurch, dass sie die höheren Organismen aus einer Transmutation der niedersten abzuleiten bestrebt sind. Entwicklungsgeschichtlich ausgedrückt leiten sie die höheren Entwicklungsprocesse aus einer Transmutation niederer Entwicklungsprocesse ab; Veränderung eines bestimmten Entwicklungsmechanismus, durch Anpassung und Uebertragung, wäre der Ausgangspunct für eine neue Thierform; theoretische Bedenken lassen dieser protogenetisch mechanischen Auffassung offenbar schwer sich entgegenstellen. Sie ist in jeder Beziehung der Annahme einer Generatio aequivoca aller Thierformen überlegen, zu welcher man ja sonst gelangen zu müssen scheint.

Eine deuterogenetische Ableitung einer Thierform aus deren Keim erklärt nicht das erste Auftreten, nicht die Existenz derselben und enthält also überhaupt keine Erklärung des Thieres. Will man ein Thier oder nur einen Thiertheil erklären, so muss man auf das erste Auftreten dieses Thieres nothwendig zurückgehen, nicht aber blos auf jetzige Keime. So gibt auch eine deuterogenetische Ableitung des Hühnchens aus dem Keim keine Erklärung des Daseins des Hühnchens und also auch nicht der Primitivrinne des Hühnchens, um auf unseren Ausgangspunct zurückzukehren.

Wir werden demnach allerdings genöthigt sein, die hinreichende Erklärung in der Vergleichung zu suchen. Ist die Erklärung durch Vergleichung auch eine hypothetische, so vermag sie doch in ungleich höherem Grade zu befriedigen, weil sie allein uns auf den ursächlichen Zusammenhang der Formen einen inneren Blick zu werfen gestattet.

Durch eine vergleichende Untersuchung der Randstellung der Embryonalanlage des Hühnchens ist alsdann der zweite und viel-

leicht letzte wesentliche Schritt geschehen, welcher das Hühnchen in allen fundamentalen Gestaltungsvorgängen mit den niederen Wirbelthieren und den Wirbellosen auf bedeutsame Weise verknüpft und den Bann lösen hilft, in welchem es gefangen lag.

Schon in meiner obengenannten Schrift habe ich auf eine derartige Erklärung der Randstellung und der Bedeutung der Primitivrinne hingewiesen. Seitdem liess ich diesen Punct bei dem Eindruck, den er auf mich auszuüben im Stande war, nicht mehr völlig aus dem Auge und verfolgte ihn weiter. Er erscheint mir begründet und bringt darum das Folgende eine genauere Ausführung der dort geäusserten Auffassung[1]).

1. Lunula entodermatica und Primitivstreif.

Ueber die Randstellung der Embryonalanlage des Hühnchens hat man im Allgemeinen noch sehr ungenügende Vorstellungen. Die Abbildungen, die über diesen Gegenstand vorliegen, geben zumeist weit vorgerückte Stadien wieder, in welchen das berührte Verhältniss weit weniger in die Augen springt. Am auffallendsten und deutlichsten tritt die Erscheinung zu Tage an Keimscheiben, welche den Primitivstreifen in seiner ersten Anlage zeigen, sei es, dass die entstehende Primitivrinne als leichte Furche längs des Primitivstreifens bereits sichtbar ist, oder selbst vor deren Ausbildung. Schon im frischen Zustand, unmittelbar nach Blosslegung der noch lebenden Keimscheibe, gewährt sie anschauliche Bilder, sobald man einmal die Aufmerksamkeit auf den fraglichen Punct gerichtet hat. Einige Zeit darauf, nach dem Tode der Keimscheibe, nimmt die Schärfe des Bildes noch zu, indem sich die Zellenmassen des Primitivstreifens sowohl als des Randwulstes zu trüben beginnen und sich in Folge dessen auffallender von den dünnen Bezirken der Area pellucida abheben. Man kann nun hierauf die Keimscheibe entweder

---

[1]) Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan pag. 17, Bemerkung. »Das merkwürdige Auftreten der »ersten Embryonalanlage« im hinteren Bezirk der Keimscheibe bei Vögeln und Fischen ist nur phylogenetisch verständlich; ebenso bei den Säugethieren. Es beruht auf dem Verhältniss der Rückenfurche zum Urmund. Dass die Rückenfurche bei den Fröschen, Amphioxus, den Ascidien u. s. w. eine Fortsetzung der Entoderm-Invagination auf den Rücken sei, hat KOWALEWSKY gezeigt. Bei den anderen Wirbelthieren ist die Beziehung unverkennbar.

Man vergl. ferner Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig, 1876, Februar, »über die erste Entwicklung der Vögel und die Bedeutung der Primitivrinne«.

mit der Scheere in weiterem Umkreis umschneiden, sie nach der von Remak empfohlenen Methode mit einem aufgelegten Deckglase von dem Dotter abheben, reinigen und zu Beobachtungen mit mittleren Vergrösserungen verwenden, oder, was bei weitem sicherere und schärfere, ungestörte Objecte liefert, man härtet den Dotter mit der Keimscheibe in toto mit schwacher Chromsäurelösung. Nach genügender Erhärtung lässt sich die Dotterhaut von der Keimscheibe sehr oft auf das Reinlichste entfernen. Man hat auf diese Weise die Keimscheibe einmal in ihrer natürlichen Oberflächenkrümmung erhalten, ausserdem aber auch die zartesten Einzelheiten der Keimscheibe in einem Grade sich zugänglich gemacht, wie es nicht wohl besser gewünscht werden kann. Eine Betrachtung des ausgeschnittenen, die Keimscheibe tragenden Dottersegmentes bei schief auffallendem Lichte mit der Loupe oder bei stärkeren Vergrösserungen vermag oft durch die Schönheit und Genauigkeit des Gebotenen aufs Höchste zu überraschen. Diese Methode der Untersuchung ist übrigens auch für ältere Keimscheiben, welche bereits Urwirbelgliederung, Erhebung der Medullarplattenränder u. s. w. zeigen, auf das Beste zu empfehlen. Ein Uebelstand, der sich hierbei anfänglich bemerklich macht ist ein feiner weisslicher Niederschlag auf der Oberfläche der Scheibe, der besonders in allen vorhandenen Furchen und Vertiefungen, aber auch in Flocken zerstreut an allen übrigen Stellen in dünner Schicht aufliegen kann. Vorsichtiges Abspülen mit schwacher Kochsalzlösung, leichtes Abpinseln innerhalb derselben führt hier bald zum Ziele.

Bleibt man einen Augenblick bei diesem Niederschlag, so haben wir es offenbar mit einem durch die Chromsäure niedergeschlagenen Eiweiss zu thun, welches früher in gelöster Form einen Bestandtheil des Serum ausmachte, das die Keimscheibe von aussen in dünner Schicht direct umspült, zwischen ihr und Dotterhaut sich befindend Dieses Serum, welches man dem Liquor perivitellinus der Säuger gleichsetzen und ebenso bezeichnen kann, dringt natürlich in alle dorsalen Vertiefungen ein, stellt den ursprünglichen Liquor cerebrospinalis dar u. s. w., ist aber wohl besonders in dem Betracht wichtig, dass es ein leichtes Gleiten der Keimscheibe an der Unterfläche der Dotterhaut gewährleistet, wie es für ihre verschiedenen, wenn auch unwillkürlichen Wachsthumsbewegungen unbedingt erforderlich ist, wenn nicht nachtheilige Folgen entstehen sollen.

Es versteht sich weiterhin von selbst, dass man die so behandelten Keimscheiben auch für alle übrigen Untersuchungszwecke ver-

wenden kann. Zunächst lässt sich auch ihre Unterfläche bei auffallendem Licht untersuchen. Um dies zu erreichen, ist es nöthig, den Keimhöhlenboden zu entfernen. Man verfährt zweckmässig hierbei in der Art, dass man mit einem feinen doppelschneidigen Scalpell unter horizontaler Haltung desselben von der Area opaca aus in die Keimhöhle eindringt und von hier aus weiter schneidend die ganze Area pellucida nebst dem angrenzenden Theil der opaca von der Keimhöhle abhebt.

Die der Area pellucida entsprechende Mittelscheibe, sei es, dass sie schon den Primitivstreifen besitzt, oder in einem früheren Stadium sich befindet, ist in der von Victor Hensen in die Embryologie eingeführten Weise zur Zerlegung in Schnittserien ausserdem sehr wohl geeignet, in Fällen, da es auf den Besitz des ganzen Randwulstes nicht ankommt. Aber auch die Gestalt der Keimhöhle lässt sich darauf sehr schön übersehen und es ergibt wiederum die Betrachtung mit mittleren Vergrösserungen bei auffallendem Licht die ganz sichere Entscheidung, dass, wie es bereits Götte hervorgehoben hat, die Elemente, welche in bekannter Weise auf dem Keimhöhlenboden des frisch gelegten Eies sich vorfinden, nach der Wirkung mehrerer Brütstunden oft reichlich vermehrt vorgefunden werden. Hat man einmal der Randstellung des Primitivstreifens seine Aufmerksamkeit gewidmet, so ist es leicht, auch an Keimscheiben, die in ihrer Entwicklung noch nicht bis zu dessen Bildung vorgeschritten sind, Unterschiede der Massenvertheilung wahrzunehmen, die man ohne eingehendere Prüfung aller Verhältnisse geneigt sein möchte, als Vorläufer der Primitivstreifenbildung zu betrachten. Und statt sofort auf eine genauere Schilderung der Lagenverhältnisse und der Zusammensetzung des Primitivstreifens einzugehen, erscheint es passender, mit jenem Stadium zu beginnen, in welchem ein Randwulst gerade gebildet ist, die Mittelscheibe (Area pellucida jedoch aus einem randständigen, kleineren, dichteren und einem minder dichten, grösseren, unmittelbar anstossenden Bezirk besteht. Dieses Stadium pflegt vorhanden zu sein mit der Legung des Eies.

Man sollte glauben, dass bei der fast gleichzeitig von mehreren Seiten neuerdings angestellten wiederholten Untersuchung der frisch gelegten Keimscheibe des Hühnchens übereinstimmendere Ergebnisse zu erwarten gewesen wären. In mehreren wichtigen Verhältnissen immerhin lässt sich ein Fortschritt gegenüber früheren Befunden nicht verkennen; auch darf mehreres als erledigt betrachtet werden. Wenn Mehrere dasselbe Object beobachten, pflegt aber schon der

verschiedene Gesichtspunct dieses oder jenes Verhältniss mehr in den Vordergrund der Beobachtung treten zu lassen, während ein anderes an Bedeutung verliert oder übersehen wird. Worauf ich selbst, abgesehen von dem Bildungsmodus der Keimscheibe, beharren zu müssen glaube, sind folgende Puncte, vor deren Aufzählung ich eine nochmalige Beschreibung der bekannten Verhältnisse des Ectoderm und Entoderm nicht nöthig zu haben glaube.

1) Als erster derselben sei hervorgehoben, dass die Keimscheibe des frisch gelegten befruchteten Hühnereies keine Kreisfläche, sondern eine elliptische Fläche darstellt. Diese Form habe ich zu oft gesehen und gemessen, als dass an einen Zufall gedacht werden könnte. Der reife noch unbefruchtete Keim dagegen hat eine Kreisform, in deren Centrum das Keimbläschen ganz oberflächlich einer Vertiefung des Dotters aufliegt. Die lange Axe der Ellipse pflegt sich zu der kurzen zu verhalten wie 33 : 30. Misst demnach der grosse Durchmesser der Scheibe 3,3 Mm., so finden wir den kleinen zu 3 Mm. Der lange Durchmesser der Scheibe liegt mit Bezug auf die lange Axe des ganzen Eies senkrecht zur letzteren.

2) Die Keimscheibe zeigt häufig schon in diesem Stadium, in andern Fällen erst in den ersten Brütstunden, innerhalb des Bezirkes der Mittelscheibe, einen spaltförmigen, serumgefüllten Zwischenraum zwischen Ectoderm und Entoderm. Er ist hervorgegangen aus dem Ursaftlückensystem, welches den Keim in seinem Maulbeerstadium durchzieht. Dieser Spalt findet sich bereits naturgetreu abgebildet in Oellacher's Beiträgen zur Furchung des Hühnereies. Im Bereich der späteren Körperaxe ist in dieser Beziehung ein Unterschied gegenüber den seitlichen Theilen nicht vorhanden.

3) Das Entoderm besitzt in dem einen Falle reichlicher, in anderen nur spärlich, neben den die Hauptmasse ausmachenden kernhaltigen Zellen hie und da zerstreut grobkörnige Kugeln, in welchen ein Kern auf keine Weise sichtbar gemacht werden kann, auch nicht durch Methoden, welche an anderen Orten den Kern auf vollkommene Weise hervortreten lassen. Diese Kugeln entsprechen ganz den bekannten Elementen auf dem Keimhöhlenboden, auf welchem übrigens auch echte kernhaltige Zellen vorkommen. Ob jene späterhin oder nie einen Kern erhalten, muss zweifelhaft bleiben.

4) Was den Randwulst des Entoderm betrifft, so entsteht derselbe zum Theil durch Verschiebung der Furchungskugeln Kölliker, sodann durch fernere Theilung dieser Furchungskugeln, zum Theil aber auch durch Weiterfurchung des Dotterwalles, d. i. der Unterlage des Randwulstes, welche als eine Uebergangszone des weissen Dotters in den feinkörnigen Bildungsdotter zu betrachten ist. Man findet in dieser Uebergangszone dieselben hellen, mit runden glänzenden Inhaltskügelchen versehenen Elemente, wie in etwas grösserer Tiefe der grosskugelige weisse Dotter sie besitzt; im Dotterwall pflegen diese Formelemente durchgängig nur kleiner zu sein. Ausser diesen Elementen aber findet man je nach dem Schnitt und Keim reichlicher oder spärlicher echte freie Kerne, um welche herum Dotterwallmasse mehr und mehr sich abgrenzt und zu Zellenbildungen führt, die dem Randwulst von unten her sich anlegen und seine Dicke vermehren. Wir werden derselben Bildung auch beim weiteren Wachsthum des Randwulstes in späteren Stadien noch kurz zu begegnen haben.

5) Der der Mittelscheibe zugehörige Theil des Entoderm ist von ungleicher Dicke, wenn auch die den beiden Theilen zugehörigen Zellen an Form und innerer Beschaffenheit nicht von einander verschieden sind. Auf dem Flächenbild und bei durchfallendem Licht betrachtet nimmt der dickere Theil etwa ein Drittel des ganzen Flächenraumes der Area pellucida ein und liegt, wie die Berücksichtigung späterer Stadien ergibt, im hinteren Bezirk der Area pellucida, hängt jedoch ununterbrochen mit der angrenzenden Stelle des Randwulstes zusammen. Nach vorn zu grenzt sich der dickere Theil gegen den dünneren in einer halbmondförmigen nach vorn convexen Linie unscharf ab, so dass er ganz allmälig in den dünneren Theil übergeht. Der dünnere Theil ist netzförmig durchbrochen und bildet also eine mit Lücken versehene Platte, in welcher kernlose Dotterkugeln zu liegen pflegen. Der hintere Theil zeigt solche Durchbrechungen nicht oder nur spärlich und macht schon auf dem Flächenbilde den Eindruck mehrschichtiger Zellenlagerung. Er besitzt demnach auf dem Flächenbild etwa die Gestalt eines Halbmondes[1]. Er

[1]) Diesen dickeren, mit dem Randwulst zusammenhängenden Theil der Mittelscheibe, in Verbindung mit dem darüberliegenden ectodermalen Abschnitt, nannte ich früher einmal embryoplastischen Theil des Randwulstes, wie ich, um Missverständnissen zu begegnen, bemerke.

ist es, von welchem beginnend ich die Schilderung neu aufnehme, bezüglich welcher ich auf die Abbildung eines Längsschnittes, Tafel XXXVII, Figur 1 verweise.

Ein solcher Längsschnitt, welcher die Mitte der Keimscheibe durchschneidet, zeigt nach dem Vorausgegangenen einen hinteren dickeren und einen vorderen dünneren Theil der Mittelscheibe; ja in diesem Falle ist selbst der Randwulst im hinteren Bezirk dicker als im vorderen, ein Verhältniss, welches nicht regelmässig angetroffen wird. Der dickere Theil der Mittelscheibe ist aus dichtgedrängten Zellen zusammengesetzt, welche zwei- bis dreischichtig übereinanderliegen. Mit dem Uebergang dieses Blattes auf den Randwulst findet sich allmälig eine vier- bis fünfschichtige Zellenlage, welche sich über den grösseren Theil des Randwulstes erhält, um am freien Saum des letzteren wiederum verdünnt auszulaufen. Der vordere Theil der Mittelscheibe dagegen, auf der Abbildung rechterseits gelegen, zeigt das untere Blatt durchbrochen und theils aus einer theils aus zwei Zellenschichten bestehend. Das obere Keimblatt zieht über beide Abtheilungen in gleicher Weise hinweg.

Es entsteht jetzt die Frage, wie sich die beschriebenen Verhältnisse bei zunehmender Entwicklung der Keimscheibe gestalten werden.

Eier, welche 4 bis 6 stündiger Bebrütung ausgesetzt worden sind, zeigen die Lunula des Entoderm in einem nicht etwa rückgängigen, sondern in einem weiter fortgebildeten Stadium begriffen. Ihre Flächendimensionen haben sich zwar im Zusammenhang mit der geringen Flächenvergrösserung der ganzen Keimscheibe nur wenig verändert. Auch ihre Lage und ihr Zusammenhang mit den übrigen Theilen der Keimscheibe sind dieselben geblieben, wie Fig. 13, Taf. XXXVIII verdeutlicht. Sie hat jedoch an Dicke zugenommen und hebt sich in Folge dessen bestimmter von ihrer vorderen Umgebung ab, die immer noch ein in verschiedenen Fällen verschieden reiches Lückennetz erkennen lässt[1]).

Die in Fig. 13 wiedergegebene Keimscheibe wurde, nachdem sie gezeichnet worden war, in Querschnitte zerlegt, besonders auch um zu sehen, ob etwa im Bereich der Lunula nunmehr ein Axentheil in irgend einer Weise gegenüber den Seitentheilen ausgeprägt wäre. Von einem solchen war indess keine Spur wahrzunehmen.

---

[1]) Ein theilweise brauchbares Flächenbild dieses Stadiums findet sich bei W. His, Erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Tafel XII.

Die Wichtigkeit, welche man theoretisch einem von Anfang an vorhandenen dichteren Zusammenhang der beiden primären Keimblätter in der späteren Längsaxe des Embryo beilegen zu müssen glaubte, erledigt sich hiermit von selbst.

Das Ectoderm, im ganzen Bezirk der Mittelscheibe nirgends eine innigere Beziehung zum Entoderm besitzend, streicht glatt über letzteres hinweg, durch eine feine Spalte von ihm getrennt. Fig. 2, Taf. XXXVII. Entsprechend der veränderten Schnittführung wird das Entoderm eine andere Beschaffenheit zeigen, als es auf dem vorherbeschriebenen Längsschnitt der Fall war. Querschnitte durch das vordere Feld der Mittelscheibe werden ein dünnes, durchbrochenes Entoderm sehen lassen; solche durch die Lunula dagegen werden verschiedene Bilder geben, je nachdem sie aus deren vorderem oder hinterem Theil stammen. Fig. 2 gibt einen Querschnitt durch die Mitte der Lunula. Abgesehen von der bekannten nunmehrigen Beschaffenheit des Ectoderm liegt hier ein Entoderm vor, welches im Bereich der Mittelscheibe aus einer gedrängten Schicht von 3 bis 4 Zellen Mächtigkeit besteht, welche jederseits in den noch dickeren Randwulst übergeht. Alle diese Zellen sind übereinstimmend beschaffen, von ovaler Form, und zeichnet sich insbesondere die unterste Lage durch nichts von den darüber liegenden aus. Diese wie jene liegen mit ihrem längeren Durchmesser parallel den Flächen der Keimscheibe, senkrecht zum Längsdurchmesser der pyramidalen Ectodermzellen.

Mit 9stündiger Bebrütung endlich pflegt sich das Bild der Embryonalanlage in entschiedener Weise geändert zu haben. In der inzwischen vergrösserten Keimscheibe tritt der Primitivstreif auf, als ein im frischen Zustand schmales weisses Feld die Area pellucida von einer Randstelle aus bis in die Nähe ihres Centrums durchziehend.

An gehärteten Keimscheiben und auf dem Flächenbild untersucht erscheint der Primitivstreif bei schief auffallendem Licht als ein leicht über die Keimscheibenfläche sich vorwölbender, geradlinig verlaufender Längswulst, dessen vorderes, das Centrum der Area pellucida wie gesagt im Anfang seines Auftretens nicht ganz erreichendes Ende steiler oder stumpfer abgerundet ist. Die Breite des Primitivstreifens bleibt in seiner ganzen Länge annähernd dieselbe, mit Ausnahme des hinteren Endes, welches an Breite zusehends gewinnt, sich dabei abflacht und in dieser Weise den Randwulstbezirk der Keimscheibe nicht allein berührt, sondern wie Querschnitte ergeben, noch eine kleine Strecke weit in diesen hinein sich fortsetzt. Oefters

gewinnt es den Anschein an dem bei auffallendem Licht untersuchten Primitivstreifen, als laufe derselbe mit seinem hinteren Ende in zwei mittelwärts übrigens, zusammenhängende Schenkel aus, welche sich jederseits an den vorbeistreichenden centralen Randwulstbogen anlegen. Auch hiefür gibt die Berücksichtigung der Querschnitte die genügende Erklärung, indem die Seitentheile des Primitivstreifens alsdann abwärts verdickt erscheinen, ohne dass eine Primitivrinne vorhanden wäre. Die Zellen des gesammten das Vorderende des Primitivstreifens umgebenden Feldes der Area pellucida pflegen sowohl jetzt als auch bei weiter fortgeschrittener Entwicklung eine deutlich ausgesprochene, schöne, radienförmige Gruppirung zu dem Vorderende zu zeigen, ganz das Bild einer Strahlenkrone versinnlichend.

Bei derselben Betrachtungsweise der Unterfläche der Keimscheibe erscheint der Primitivstreif gleichfalls als Längswulst, und zwar deutlicher ausgesprochen als bei dorsaler Ansicht.

Bei durchfallendem Licht, am aufgehellten, ausgeschnittenen Präparat, wird der Primitivstreif als eine hinten sich verbreiternde und in convexem Bogen abschliessende dunklere, dichtere Platte wahrgenommen.

Ist einmal der Primitivstreif gebildet, so folgt unmittelbar darauf die Bildung der Primitivrinne. Sie durchzieht den Primitivstreif anfänglich als leichte Furche, einen grösseren Abschnitt seines hinteren, einen kleinen seines vorderen Endes frei lassend. Nach vorn sah ich sie öfters abgeschlossen wie durch eine leichte Querfurche, in deren Mitte sie einlief. Der vor dem Vorderrande der Primitivrinne liegende vorderste Theil des Primitivstreifens ist die erste Spur eines allmälig länger werdenden Fortsatzes, des »Kopfendes«, »Kopffortsatzes« des Primitivstreifens.

An Flächenbildern weiter entwickelter Stadien des Primitivstreifs ist insbesondere seine Längenausdehnung auffallend. Sie ist bewirkt einmal durch die Ausbildung des Kopffortsatzes, sodann selbstverständlich durch expansives, auf alle Zellen vertheiltes Wachsthum der ganzen Anlage des Primitivstreifens selbst; endlich aber auch durch eine sehr auffallende Verlängerung nach hinten. Schon anfänglich erstreckt sich das hintere breite, abgerundete Ende des Primitivstreifens, welches der »Schwanzknospe«, »Randknospe« der Knochenfische homologisirt werden kann, in den Randwulstbezirk hinein, wie bereits bemerkt; dieser, der Beobachtung leicht entgehende oder vielleicht für unbedeutend gehaltene Theil des Primitivstreifens erreicht nach und nach eine beträchtlichere Länge, immer

seine nach hinten convex abgerundete Gestalt bewahrend. Woraus diese, dem Randwulst aufliegende Schwanz- oder Randplatte des Primitivstreifens besteht, werden alsbald Querschnitte zu zeigen haben. Hier ist nur zunächst noch hervorzuheben, dass sie allmälig wieder in die Area pellucida gelangt, in der Weise jedoch, dass ihr hinterer Rand noch auf lange Zeit an das Randwulstgebiet anstösst. Die Wiedergewinnung der Area pellucida erfolgt jedoch nicht dadurch, dass der Primitivstreifen etwa nach vorn sich vorschöbe, sondern dadurch, dass die von unten her deckenden Randwulsttheile allmälig zurück- und auseinanderweichen, möglicherweise zur Resorption gelangen. Dies gibt die Veranlassung zu der birnförmigen Erweiterung der Area pellucida nach hinten. Das Wachsthum des Primitivstreifens nach hinten, seine Verlängerung nach hinten ist so leicht zu constatiren, zugleich aber auch von solcher Bedeutung, dass man sich wundern muss, wie wenig Gewicht auf diese Verhältnisse gelegt zu werden pflegt.

Wie mit dem Primitivstreifen, verhält es sich bei zunehmender Entwicklung mit der Primitivrinne, ausgenommen im Kopffortsatz des Primitivstreifens, der höchstens schwache Andeutungen einer Primitivrinne hier und da erkennen lässt. Sie verlängert sich aber gleichfalls mit dem expansiven Wachsthum des Primitivstreifens und insbesondere durch ihr allmäliges Uebergreifen auf weiter rückwärts gelegene Theile des Primitivstreifens und schliesslichen Eintritt auf dessen Randplatte selbst. An das Randwulstgebiet anstossend findet man sie auf gelungenen Präparaten selbst noch bei Embryonen vom Anfang des dritten Brüttages.

Auch die Primitivrinne schreitet zu einer gewissen Zeit in das Randwulstgebiet vor und gelangt mit dem Primitivstreifen wieder in die Area pellucida. Ihre wechselnde Tiefe kann nur an Querschnitten nachgewiesen werden. Ihr hinterer Abschnitt weicht nicht selten etwas zur Seite aus und zeigt auch häufig mehr oder weniger zahlreiche zickzackförmige Knickungen. Sie wird nach rückwärts allmälig seichter und breiter; mehreremal sah ich sie in einer auf dem Randwulstgebiet liegenden flachen und runden muldenförmigen Vertiefung endigen. Bis zum äussersten Saum der Keimscheibe konnte sie in keinem Falle verfolgt werden, sondern sie verliert sich je nach der Ausbreitung der Keimscheibe von deren Saum wenig oder weiter entfernt. Auf eine merkwürdige Einkerbung des äussersten Saumes der Keimscheibe möchte ich jedoch nicht unterlassen gleich jetzt hinzuweisen. Sie befindet sich dort, wo die in Gedanken nach hinten fortge-

setzte Primitivrinne den Keimsaum schneidet. Eine getreue Abbildung dieser Randkerbe, wie man sie nennen kann, die nicht beständig vorkommt, aber doch hier und da gesehen wird, gibt bereits PANDER [1], von einem Ei von 16 Stunden. Sie stellt, um es gleich hier zu bemerken, das ideale hintere Ende der Primitivrinne dar. Flächenbilder vorgerückterer Stadien zu untersuchen, in welchen die Erhebung der Medullarplatten bereits im Gange ist und die Urwirbel zu erscheinen beginnen, liegt jenseits der durch meinen Zweck gezogenen Grenze. Die Beziehungen der Primitivrinne zur Medullarrinne finde ich vollständig den Angaben KÖLLIKER's entsprechend. Auf das Schicksal der Primitivrinne dagegen ist später noch Bezug zu nehmen.

Vor Allem aber drängt sich jetzt die Frage auf nach dem Verhältniss der Lunula zum Primitivstreif. Vergleicht man die Flächenbilder beider Bildungen, so sind die durch wenigstündige Mehrbebrütung vorgegangenen Aenderungen gross genug; doch wird man vorläufig wenigstens sehr geneigt sein, in dem Primitivstreif den Abkömmling der Lunula zu erblicken und anzunehmen, er sei entstanden durch eine Zusammendrängung seitlich gelegener Zellen der Lunula nach deren Längsdurchmesser hin. Es ist jedoch Vorsicht geboten, auf in mancher Hinsicht trügerische Flächenbilder allein sein Urtheil zu stützen.

Aber auch das Studium von Querschnittreihen, in welche die Primitivstreifen verschiedener Ausbildung von mehreren Beobachtern zerlegt wurden, hat zu den verschiedenartigsten Deutungen Veranlassung gegeben. Die eingehendsten Bearbeitungen erfuhr dieser Gegenstand von GÖTTE [2] und KÖLLIKER und stellen die beiderseitigen Ergebnisse gewissermassen die Extreme der Anschauungen dar, welche bis dahin über diesen Theil hervorgetreten sind.

GÖTTE vertritt die Bildung des Primitivstreifens durch active Zusammendrängung, Wanderung seitlicher Zellen zur Mitte; KÖLLIKER im Gegentheil diejenige der Entstehung in loco, durch Wucherung des Ectoderm in der Gegend des zukünftigen Primitivstreifens, mit folgender centrifugaler, allseitiger Vorschiebung zwischen beiden Blättern und dadurch bewirkter Mesodermbildung.

Zwischen diesen beiden Extremen glaube ich eine Mittelstellung einnehmen zu müssen. Es liegt nicht in meiner Absicht, alles historische Material weiterhin kritisch zusammenzustellen, welches in vielfachen Abstufungen zwischen jenen Extremen sich bewegt; ich

[1] Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Hühnchens im Ei. Taf. I, Fig. 4, *c*.

[2] M. SCHULTZE's Archiv. Bd. X.

werde blos meine eigenen Beobachtungen den übrigen kurz hinzufügen und weise in Bezug auf Historisches auf die Darstellungen jener beiden Autoren hin.

Wie Letztere gleichmässig betonen, zeigt der Kopffortsatz des Primitivstreifens auf Querschnitten eine vollständige Sonderung des Ectoderm von der unterliegenden, mit dem Entoderm dicht verbundenen mesodermalen Zellenmasse, sowohl im Beginn seiner Bildung als späterhin, wenn er eine ansehnliche Länge besitzt. Der ganze übrige Theil des Primitivstreifens dagegen zeigt zu einer Zeit, da noch keine oder nur die ersten Spuren oder eine vollkommen ausgebildete Primitivrinne vorhanden ist, eine solche Trennung nicht, vielmehr geht daselbst, wie Kölliker gegen Götte richtig bemerkt, das Ectoderm ohne jede Grenze in die unterliegende Zellenmasse über. Ebensowenig aber ist sowohl am Kopffortsatz als im Körper des Primitivstreifens anfänglich eine Sonderung des Entoderm vor der intermediären Zellenmasse zu bemerken; doch erfolgt die Sonderung des Entoderm als einer einschichtigen aus platten Zellen bestehenden Membran früher als es bei dem Ectoderm der Fall ist.

Nach Kölliker würde das übrige Entoderm der Mittelscheibe, soweit es also seitlich und vor dem Primitivstreifen liegt, gleichfalls nur aus einer einzigen Zellenreihe bestehen, zwischen ihr und dem Ectoderm aber anfänglich keine weiteren Zellen anzutreffen sein, solche vielmehr erst später vom Primitivstreifen aus dahin gelangen. Es ergibt sich nun aber, dass zwischen Ectoderm und Entoderm in den Seitentheilen der Area pellucida theils vereinzelte, kernlose, grobkörnige Kugeln, insbesondere aber auch theils mässig zerstreut, theils in kleinen Gruppen liegende Zellen von rundlicher oder ovaler Form vorkommen, welche zumeist dem Entoderm aufliegen, zum Theil aber auch dem Ectoderm näher stehen. Die grobkörnigen Kugeln betrachte ich nicht als eingewanderte, sondern als den bezüglichen Orten schon ursprünglich zugehörige Bildungen, die schon in der unbebrüteten Keimscheibe auf, innerhalb oder unter dem Entoderm vorkamen und wohl der Auflösung anheimfallen. Jene Zellen aber sind auch schon vorhanden zur Zeit der ersten Bildung des Primitivstreifens und kann somit an eine Abstammung derselben von den Seitentheilen des Primitivstreifens nicht gedacht werden.

Ich glaube vielmehr, diese Zellen für Reste der frühern Lunula halten zu müssen, von welcher bei Kölliker sich keine Erwähnung findet. Sie hat sich in zwei Lagen gesondert, deren obere seitlich jene Reste darstellen; mittelwärts dürfte ein Theil in die Bildung

des Primitivstreifens aufgegangen sein. Die untere Lage ist eben Darmdrüsenblatt. Der Haupttheil des Primitivstreifens dagegen macht sich in der That als ectodermale Wucherung geltend, wie der allmälige Uebergang des grössten Theiles der Verdickung in die beiden Seitentheile des Ectoderm nachweist. Als eine solche ectodermale Wucherung erscheint auch die Randplatte des Primitivstreifens.

Indessen ist eine sichere Entscheidung der vorliegenden Verhältnisse schwierig genug, insoweit sie sich auf die Bildungsheerde des Mesoderm beziehen. Glücklicherweise bedarf es zu meinem Ziel nicht sowohl einer unanfechtbaren Ableitung des Mesoderm aus einem oder mehreren Theilen des grossen Ringes, welchen Ectoderm und Entoderm in ihrer einfachsten Gestalt darstellen: als vielmehr einer Auseinandersetzung der räumlichen Beziehungen des Primitivstreifens und der Primitivrinne zur Keimscheibe einerseits, andererseits zum späteren Embryo. Erstere Frage kann als erledigt betrachtet werden; aber auch über letztere kann kein Zweifel herrschen.

Man ist gewöhnt, den Primitivstreifen in seiner Bedeutung für den Embryo nicht hoch genug anschlagen zu können, ja ihn selbst zu einer gewissen Periode für den Embryo zu halten. Selbst wenn man die axiale Verdickung des Ectoderm nebst dem Streifen des Entoderm, soweit er dieser Verdickung entspricht, unter der Bezeichnung Primitivstreifen versteht, so ist doch Primitivstreifen und Embryonalanlage nicht dasselbe, vielmehr ist letztere ausgedehnter. Wir wissen, dass der Primitivstreifen gegenüber den seitlichen Theilen der Area pellucida ausgezeichnet ist durch das Vorhandensein einer Zellenmasse, welche als Mesoderm Verwerthung finden soll. Die Ausdehnung dieser Mesodermanlage wird als Index für die Embryonalanlage, die viel wesentlicher und früher aus Ectoderm und Entoderm besteht, von vornherein nur mit grosser Behutsamkeit Benutzung finden können. Ectoderm und Entoderm können möglicherweise Strecken überspannen, welche die bedeutungsvollsten der gesammten Embryonalanlage sind, aber es ist nicht nothwendig, dass das Mesoderm sich von Anfang an oder später ebensoweit zwischen beiden erstrecke oder bis zu jener Grenze sich verdichtet zeige. Das Mesoderm kann in dieser Beziehung eine höchst untergeordnete Rolle spielen, die grundlegenden Blätter der Embryonalanlage aber und mit diesen der wichtigere Theil der Anlage vorhanden sein; die mesodermale Verdickung muss nicht Ausdruck der Embryonalanlage sein.

Diese Unterscheidung ist nicht ganz gleichgültig, vielmehr führt ihre Nichtbeachtung zu tiefgreifenden Verschiedenheiten. So ist es mir

unverständlich, wenn Kölliker, auf das spätere Wachsthum des Kopffortsatzes des Primitivstreifens gestützt, sich der Anschauung nähert, als ob vom Leibe des Vogels in erster Linie nur der Rumpf sich anlege, aus welchem dann in zweiter Linie erst der Kopf hervorwachse.

Es gilt aber hier, dass der Kopffortsatz des Primitivstreifens nichts anderes ist, als Mesodermanlage, welche zwischen den bereits vorhandenen Kopfbezirk des Ectoderm und Entoderm hineinwächst. Nur das Mesoderm des Kopfes legt sich später an, insoweit es den Kopffortsatz des Primitivstreifens betrifft, nicht aber der Kopf selbst, der mit dem Rumpf in seinen wesentlichsten Blättern eine gleichzeitige Bildung ist, in Bezug auf Ausbildung des Ectoderm den Rumpf sogar übertrifft.

Wir werden uns also nach anderen Kriterien umsehen müssen, welche den Embryo unabhängig vom Primitivstreifen zu begrenzen gestatten. Solche sind anfänglich nicht vorhanden, die Unterscheidung zwischen Embryo und ausserembryonalem Bezirk der Area pellucida wird erst gesichert durch das allmälige Auftreten einer den Primitivstreifen in weitem Bogen umkreisenden Rinne, welche zuerst die Anlage des Kopfes, dann die Anlage des Rumpfes, schliesslich auch den Schwanztheil des Embryo nach aussen abgrenzt, so jedoch, dass das hintere Ende der Primitivrinne jenseits derselben liegen bleibt. Schon Pander kennt dieselbe und bildet sie von Längs- und Querschnitten schematisch ab. W. His nennt sie Grenzrinne. Da sie die erste Spur der Nabelabschnürung des Embryo darstellt, würde sie nicht unpassend Nabelrinne genannt werden können. Vor dem Kopfe schon in der zweiten Hälfte des ersten Brüttages sichtbar, tritt sie am hinteren Leibesende erst gegen Ende des zweiten Tages deutlich hervor. Fig. 16, Taf. XXXVIII.

Hiermit glaube ich die Randstellung der wechselnden Formen der Embryonalanlage, von ihrer ersten unbestimmteren Andeutung durch die Lunula des unbebrüteten Eies, ihrer bestimmteren Bezeichnung durch den Primitivstreifen und die Primitivrinne, bis zur endlichen Abgrenzung des Embryo genügend beleuchtet zu haben. Es würde leicht sein, die Randstellung noch weiter zurück zu verfolgen, doch bedarf es dessen nicht. Anfänglich mit dem Randwulst zusammenhängend, trat sie in dessen Bezirk mit ihrem hinteren Ende selbst ein, um allmälig unter Zurückweichen des Randwulstes aus dessen Gebiet völlig heraus zu treten und sich soweit von ihm zu lösen, dass nur die Primitivrinne noch mit ihrem Endabschnitt auf die frühere Lage hinzeigte.

2. Bedeutung der Randstellung.

Die äussere Form und innere Beschaffenheit des peripherischen Saumes der Keimscheibe, der Urmundlippe, in den verschiedenen Stadien der Dotterumwachsung wurde an anderem Ort geschildert und beziehe ich mich hierauf sowie auf die beigegebenen Abbildungen. Eine Auseinandersetzung verdient an dieser Stelle noch das Verhältniss des Mesoderm zum Urmund (Blastoporus VAN BENEDEN). Es handelt sich nämlich darum, zuzusehen, ob das Mesoderm an der totalen Dotterumwachsung Theil nehme oder nicht. Meine auf dies Verhältniss gerichteten Beobachtungen gestatten eine bejahende Entscheidung. Man vergleiche Fig. 8, Taf. XXXVII.

Das Mesoderm hält sich nach der Bildung der Vena terminalis in seinem peripherischen Fortschreiten hart an die Aussenwand dieser Vene. Wenn letztere als solche allmälig zurückzutreten beginnt, dringt die Blutgefässbildung nichtsdestoweniger immer weiter über die Keimhaut vor, ohne jedoch vollständig, selbst nach dem Verschlusse des Urmundes, letzteren je zu erreichen; es bleibt vielmehr ein kleiner, rundlicher Bezirk bekanntlich von Gefässen frei.

Untersucht man den Keimsaum kurz vor dem Verschlusse des Urmundes, so besteht er blos aus dem Ectoderm und Entoderm, deren jedes einen mehr oder weniger stark ausgeprägten Wulst bildet. Ebenso verhält sich die Sache noch gleich nach eingetretener Verschliessung, welch letztere seltsamer Weise um so langsamere Fortschritte zu machen pflegt, je näher die Urmundlippen aneinanderrücken.

Während dieses langsamen Vorrückens aber hat das Mesoderm Zeit gewonnen, weit näher gegen die Peripherie vorzudringen als es sonst möglich gewesen wäre. Nach eingetretenem Verschlusse, am fünften oder sechsten Tage schiebt sich eine einreihige platte Zellenschicht immer weiter zwischen Ectoderm und Mesoderm vor, bis schliesslich eine vollständige Umgürtung des Entoderm erreicht ist. Die Loslösung des letzteren von dem Ectoderm einzuleiten und eine Hülle des Entoderm zu liefern scheint die Bestimmung dieses Blattes. Es vertritt das Darmfaserblatt; eine entsprechende ectodermale Lage gelangt nicht zur Entwicklung. Als Darmfaserblatt bekleidet es den gefässlosen Theil des Dottersackes, mit welchem es späterhin in die Bauchhöhle des Hühnchens zu gelangen scheint. Auch das Mesoderm bildet demnach schliesslich eine vollständige Blase.

Auch in Bezug auf das spätere und frühere Wachsthum des

Randwulstes sei es gestattet, eine sich hier anschliessende Bemerkung beizufügen.

Das oben von mir behauptete Vorkommen freier Kerne im Dotterwall, der Unterlage des Randwulstes, findet sich nicht blos an Keimen frischgelegter Eier, sondern noch später, zur Zeit der Bildung des Primitivstreifs und der Primitivrinne: ja jenseits des freien Randwulstsaumes begegnete ich ihnen noch an Keimscheiben vom 3. Tage, wie ich alsbald zeigen werde.

Längs der ganzen Ausdehnung des Randwulstes von Keimen mit wohlausgeprägter Primitivrinne bemerkt man auf Querschnitten die genannten Kerne theils näher, theils entfernter von der Unterfläche des Randwulstes, in gewissen, meist unregelmässigen Abständen aufeinanderfolgend, so jedoch, dass an einzelnen Stellen dichtere Gruppen, ja kleine Kernhaufen, vorkommen. Ihre Form ist meist oval, ihre Grösse = 4 bis 9 μ, der Inhalt klar mit wenig eingestreuten Körnern und einem meist deutlich wahrnehmbaren, in Carmin stark sich färbenden Kernkörperchen: ihre Hülle ist eine zarte Membran. Ihre nächste Umgebung zeigt nicht selten eine feiner körnige Beschaffenheit als sie dem Dotterwall an sich zukommt. Das Vorkommen dieser Kerne erinnert an ähnliche Erscheinungen, die vom Dotter der Knochenfische und Selachier beschrieben worden sind. Ob sie sich frei an Ort und Stelle bilden, ob sie von Randwulstkernen abstammen, lässt sich schwer entscheiden. Sie machen im Allgemeinen den Eindruck eines Restes gehemmter totaler Furchung, wenn auch deutliche Zellenabgrenzungen in der Regel nicht wahrgenommen werden können. Doch fehlt es keineswegs an Andeutungen zu solchen und gerade in nächster Nähe des Randwulstes selbst. Dass von ihnen ausgehende Zellenbildungen dem Randwulst von unten her sich anlagern und verstärken, hierfür spricht das bei sorgfältiger Beachtung unschwer wahrzunehmende, stellenweise buchtige Ansehen der unteren Randwulstlinie und die Verdickung des Randwulstes. Diese Vorsprünge des letzteren in den Dotterwall können gar nicht einfacher gedeutet werden als dadurch, dass neue Zellen von unten her allmälig sich anlagern. Ich nannte dies die Durchwachsung des weissen Dotters von Seiten des Randwulstes, eine active Betheiligung des Randwulstes dabei voraussetzend. Ein diese Verhältnisse zeigender Randwulst vom Stadium der Primitivrinne ist Fig. 1. Taf. XXXVII abgebildet.

Aber auch jenseits des Randwulstsaumes konnten wiederholt echte freie Kerne innerhalb des oberflächlichen weissen Dotters, in

einiger Entfernung von der Dotterhaut wahrgenommen werden. Auch hier wiederum zeigte sich in nächster Umgebung der einzelnen Kerne oder kleinen Kernhaufen feinerkörniges Protoplasma, mit kleineren und mittleren weissen Dotterkugeln. Ein directer Zusammenhang mit dem freien Keimrand ist dabei durchaus nicht vorhanden, vielmehr liegt ein ansehnlicher Abstand zwischen dem Keimrand und diesen Kerngruppen, welchen gemeiner weisser Dotter einnimmt. An eine künstliche Verschleppung ist gar nicht zu denken. Ihrer Lage und der körnerreichen Beschaffenheit des umgebenden Protoplasma nach zu urtheilen, würden dieselben dem Gebiete des Randwulstes, nicht dem Ectoderm zuzurechnen sein. Die ganze Erscheinung macht den Eindruck, als hätten wir es hier wie im vorhergenannten Fall mit einer Art superficieller Furchung zu thun, die sich an die Furchung des Keims direct anschlösse. Oder was sollte aus jenen Kernen werden? Ob nun in der That das Dicken- und Flächenwachsthum des Entoderm mit solcher Bildung theilweise im Zusammenhang steht, werden weitere Beobachtungen zu lehren haben.

Nicht ohne tieferen Grund stelle ich den nachfolgenden Erwägungen diese beiden Beispiele totaler und weit fortgeschrittener Dotterumwachsung der Keimscheibe voran. Denn es dürfen spätere Stadien der Umwachsung nicht gänzlich unberücksichtigt bleiben bei dem Versuche, die Embryonalanlage mit dem Keimrand in innere Verbindung zu bringen. Es könnten Zweifel bestehen, ob man sich bei einem solchen Versuche auf eine so unfertige Keimscheibe beziehen könne, wie sie in der Anfangszeit der Bebrütung vorliegt. Man könnte es für nothwendig erklären wollen, nur die fertige Keimscheibe, die nach der Dotterumschliessung zur zweiblättrigen und bald dreiblättrigen Blase geworden, zum Ausgangspunct zu wählen. Und hier ist in der That von einer Randstellung der Embryonalanlage keine Spur mehr zu bemerken. Die Berechtigung eines solchen Einwandes könnte aber von vornherein schon mit dem Hinweis bestritten werden, dass die Grösse des Nahrungsdotters allein die Keimhaut zu einer solchen Flächenausdehnung nöthigt, welche das frühere Verhältniss völlig aufzuheben vermag. Aber auch ausserdem würde diesem Einwand die innere Berechtigung fehlen, wie sich im weiteren Verlauf dieser Betrachtung von selbst ergeben wird.

Schon zu Beginn wurde der hohe und unersetzliche Werth der Vergleichung embryologischer Formenbildung hervorgehoben. Nichts Anderes lässt das Wesentliche vom Unwesentlichen sicherer und

rascher unterscheiden, nichts Anderes die Bahn der Untersuchung bestimmter vorausbezeichnen. Mit Unrecht für bedeutungsvoll Gehaltenes führt sie auf seinen wahren Werth zurück; das ohne ihre Führung Zurückgebliebene und Verhüllte erhebt sie in ungeahntes Licht. Anfänglich selbst absichtslos, dem natürlichen Drang entsprechend thätig, sucht sie alsbald bewusste Verwendung. Sie stellt immer neue Räthsel, die sie selbst wiederum der Lösung entgegenführt. Unsere eigene Gestalt wird sie auseinanderlegen und wir werden sie verstehen lernen. Ihr verdankt die Embryologie die gegenwärtige Höhe und Bedeutung.

Von Wirbelthieren sind für jetzt zu einer Vergleichung verwendbar Vertreter aller Klassen mit Ausnahme der Säugethiere. Es liegen jedoch bereits Anzeichen vor, dass auch letztere einem homologen Plane folgen.

Von Knochenfischen und vom Frosch, deren Entwicklung ich aus eigener Anschauung kenne, habe ich die entsprechenden Stadien Fig. 10—11, Taf. XXXVII dem Hühnchen gegenübergestellt.

Auf die bedeutende Uebereinstimmung der wichtigsten Verhältnisse mit den Knochenfischen ist schon öfters hingewiesen worden. Die Randstellung der Embryonalanlage, Primitivstreifen- und Rückenfurchenbildung findet sich in wesentlich gleicher Anordnung auch bei den Selachiern, wie Balfour's Untersuchungen neuerdings bestätigt haben. Bei den Knochenfischen ist die Randstellung in gewisser Beziehung eine dauernde, insofern die sich schliessenden Urmundränder mit dem hinteren Körperende in Verbindung bleiben, in dasselbe übergehen. Bei den Selachiern dagegen löst sich das hintere Ende des Körpers von den Urmundlippen ab, lange bevor der Schluss des Urmundes erreicht ist. Sie stimmen in diesem Verhalten auffallend mit dem Hühnchen überein; auch bei diesem fand sich die Randstellung der Embryonalanlage und die später folgende allmälige Loslösung vom Rande.

Beim Frosche sehen wir die Primitivrinne und mit ihr die Embryonalanlage in directer Verbindung mit dem Urmund, der Rusconischen Oeffnung; desgleichen bei den Cyclostomen. Hier wird es schon deutlich, dass es nicht sowohl die Randstellung der Embryonalanlage ist, auf welcher der Schwerpunct ruht, sondern dass ein tieferliegendes Princip zu Grunde liegt, dessen Durchführung unter bestimmten äusseren Verhältnissen die Randstellung im Gefolge hat.

Man kann dasselbe auf zweierlei Weise ausdrücken. Mit Bezug auf Höhlen und Furchen macht es sich geltend als Fortsetzung

der Entodermeinstülpung oder Urdarmhöhle auf den Rücken des Keimes; mit Bezug auf die Substanz dagegen als Ueberführung der Urmundlippen auf den Rücken des Keimes, zur Gestaltung des Embryo. Euaxes einerseits, Ascidien und Amphioxus andererseits geben die reinsten Bilder des ganzen Processes.

Ueber letzteren hat sich vor mehreren Jahren KOWALEWSKY [1] zwar kurz, aber mit Schärfe ausgesprochen und führe ich seine Worte um so dankbarer an, als mir durch sie das Verständniss der Entwicklung des Hühnchens und der Knochenfische angebahnt wurde.

In seinen Rückblicken und Vergleichen in Bezug auf die Entwicklung der Würmer sagt derselbe: »Meine neuen Studien (über die Ascidien) ergaben nur, dass die Einstülpungsöffnung sich auf den Rücken des Eies begibt und die sich um dieselbe bildende Rinne zur Rückenrinne sich schliesst; aus der durch Einstülpung gebildeten Zellenschicht entsteht das Darmrohr und aus der auf den Rücken sich ziehenden Fortsetzung derselben das Nerven- oder Sinnesrohr. — Beim Amphioxus geht die Einstülpungsöffnung auch auf den Rücken über und die sie umgebenden Ränder schmelzen mit den Rändern der Rückenrinne zusammen, so dass ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Darmdrüsenblattrohre und dem Nervenrohre entsteht, was von mir auch bei den Plagiostomen und dem Frosche gefunden wurde, und sich auch für die Accipenseriden als richtig erwies«.

Es bedarf in der That nur eines kurzen Rückblickes auf das Hühnchen, um die Durchführung desselben Plans auch hier zu erblicken. Die Randstellung der Embryonalanlage erscheint sofort in einem andern Lichte. Was zunächst die Primitivrinne betrifft, so ist die Nähe ihres hinteren Endes am Rande der Keimscheibe, dem Urmund, begreiflich genug. Jene oben schon beachtete Randkerbe der Keimscheibe erhält einen bedeutungsvollen Werth und weist darauf hin, dass nicht blos ein idealer Zusammenhang zwischen Primitivrinne und Urmund unter allen Umständen anzunehmen sei, sondern dass er sich selbst, wenn auch in selteneren Fällen thatsächlich ausprägen könne. Der Zusammenhang mit dem Urmund schliesst aber auch den Zusammenhang mit der Urdarmhöhle, der BAER'schen Keimhöhle, selbstverständlich in sich ein. Wäre die Keimscheibe des Hühnchens minder flach, so würde der directe Uebergang der Rinne in die Höhle wahrscheinlich viel auffallender

[1] Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. 1871. pag. 29 und 30.

sein. Man kann also sagen, die Primitivrinne, weiterhin aber auch die Medullarrinne des Hühnchens ist nichts Anderes, als die Fortsetzung der Urdarmhöhle auf den Rücken der Keimscheibe; da diese Fortsetzung nur von einer Stelle der Peripherie der Keimscheibe aus erfolgen kann, muss die Primitivrinne randwärts liegen.

So verhält es sich mit Bezug auf Rinne und Höhle. Was aber die Substanzränder der Rinne und Höhle betrifft, so ist durch den Zusammenhang zwischen diesen (der Rinne und Höhle) auch der Zusammenhang jener (der Substanzränder der Rinne und Höhle) constatirt. Mit andern Worten, die Primitivrinnenränder, die man sich bei vollkommen bis in die Keimhöhle und vom Rande bis zum Vorderende gespaltener Primitivrinne vorzustellen hat, sind eine Fortsetzung der Urmundränder; aber nicht allein dies, sondern sie sind vielmehr ein nach vorne gezogener Abschnitt des grossen ursprünglichen Urmundrandes, zu dessen Peripherie auch sie gehören. Beim Hühnchen würde demnach nur ein Theil des Urmundrandes als Embryonalanlage auftreten. Direct nachweisbar ist auch in dieser Beziehung, selbst noch zur vorgerückten Zeit der Ausbildung der Primitivrinne, die über eine längere Zeitstrecke hin fortdauernde Uebernahme hinterer Keimscheibenbezirke in die Embryonalanlage. Die Primitivrinne erscheint nun verhältnissmässig spät; das erste Auftreten des Primitivstreifens ist aber schon gewissermassen zusammengetretener Urmundrand. Je weiter wir in der Entwicklung zurückgehen, sei es bis zum Keim des frischgelegten Eies oder endlich zur Furchung zurück, um so einfacher und anschaulicher werden die Verhältnisse und darf man sich nur die Entstehung der Primitivrinne in Gedanken auf eine etwas frühere Zeit verlegen. Man kann diese Entstehungsweise des Embryo als stomatogene bezeichnen.

Der Vergleichung ist es nur vortheilhaft, wenn man vorziehen sollte, statt der Urmundlippen das ganze Randwulstgebiet einzusetzen. Die ja unläugbar vorhandenen Differenzen betreffen in beiden Fällen nur Nebensächliches, lassen also das Typische unberührt.

Andere entwicklungsgeschichtliche Typen nächster Verwandtschaft zum Vergleich heranzuziehen liegt keine Veranlassung vor.

Der Primitivstreif des Hühnchens würde hiernach zu deuten sein als Embryonaltheil des Urmundrandes: die Primitivrinne, gegenüber der Erklärung Kölliker's, als Embryonaltheil des Urmundeingangs. Beide Erklärungen aber schliessen sich nicht aus, sondern ergänzen sich gegenseitig.

Zusatz.

Vorstehende Arbeit wurde im August d. J. eingesendet.

Mittlerweile erschien in der Zeitschrift für mikroskopische Anatomie, Bd. XIII, Hft. 2, eine Arbeit von A. Kowalewsky, in welchem dieser Forscher seine in dem obigen Citat angeführten Gedanken über die fundamentalen Vorgänge der Wirbelthierentwicklung ausführlicher entwickelt. Die von mir in dem Vorausgehenden beschriebene wesentliche Uebereinstimmung des Hühnchens tritt dadurch nur um so schärfer hervor und erscheint jedes Hinderniss meiner Erklärung der Embryonalanlage des Hühnchens als beseitigt.

In einem Aufsatz von W. His über Selachierentwicklung (Zeitschrift für Anatomie u. Entwicklungsgesch. von His und Braune, II. 2) finden sich Kowalewsky's weit umfassendere vorhergehenden Angaben nicht erwähnt. Meine Erklärung der Entwicklung des Hühnchens (die Primitivrinne gleich Fortsetzung der Entoderminvagination auf den Rücken der Keimscheibe; Sitzungsberichte der naturf. Ges. zu Leipzig, Februar 1876) bezeichnet W. His einfach als »unverständlich«, möglicherweise, um später mit andern Worten, vielleicht »Aufreihung«, dasselbe zu sagen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXVII.

Figur 1. Längsschnitt durch die ovale Keimscheibe eines frisch gelegten Hühnereies. Die Zellen des Ectoderm sind in dessen Körper nicht eingezeichnet. Das Entoderm zeigt linkerseits einen dickeren Randwulst als rechterseits. Die linke Hälfte des Entoderm der Area pellucida ist zellenreicher als die rechte. Die dickere Hälfte des Entoderm liegt mit Bezug auf die Stellung des späteren Embryo im hinteren Bezirk der Keimscheibe. $^{65}/_{1}$.

Figur 2. Querschnitt durch die ovale Keimscheibe eines 6stündig bebrüteten Hühnereies, aus dem Bereich der Lunula. Das Entoderm ist hierselbst, wiewohl in der Area pellucida gelegen, mehrschichtig und aus dichtgedrängten Zellen zusammengesetzt, deren Längsdurchmesser horizontal liegt. $^{65}/_{1}$.

Figur 3. Stück eines Querschnittes durch denselben Keim, aus der vor der Lunula liegenden Gegend der Area pellucida. Das Entoderm ist grossentheils einschichtig und besitzt noch Lücken. $^{65}/_{1}$.

Figur 4. Querschnitt durch das Randwulstgebiet und den angrenzenden Theil der Area pellucida einer 9stündig bebrüteten Keimscheibe, in welcher der Primitivstreifen, aber noch keine Primitivrinne wahrnehmbar. Im Dotterwall, der Unterlage des Randwulstes, zerstreute echte Kerne (*u*), um welche Höfe feinkörnigen Protoplasmas. Kleinere und grössere Vacuolen (*v*); in einer grösseren eine körnige Kugel, die in ihrer Beschaffenheit mit den kernlosen Kugeln des Keimhöhlenbodens übereinstimmt. $^{150}/_{1}$.

Unter dem Ectoderm das in 2 Lagen nunmehr gesonderte Entoderm. Die obere Lage ist als ein Theil des Mesoderm anzusprechen.

Figur 5. Stück eines Querschnittes durch den Primitivstreifen des Keimes Fig. 4, aus der Mitte desselben. $^{65}/_{1}$.

Figur 6. Rand- oder Schwanzplatte desselben Primitivstreifens, als nach den Seiten allmälig sich verjüngende Verdickung des Ectoderm; darunter Mesodermzellen und die Zellen des Randwulstes. $^{65}/_{1}$.

Figur 7. Querschnitt durch die Urmundlippe eines 3tägig bebrüteten Hühnerkeims. $^{150}/_{1}$.

a) Dotterhaut, zunächst darunter niedergeschlagenes Serum-Eiweiss.

b) Ectoderm; der freie Rand liegt in der Figur rechterseits.

c) Entoderm, gleichfalls am freien Rand verdickt. Seitwärts von beiden, die Urmundlippe bildenden Rändern ist innerhalb des weissen Dotters eine Gruppe von 5 echten Kernen zu bemerken; noch weiter nach aussen eine zweite Gruppe von 2 Kernen.

Figur 8. Querschnitt durch den geschlossenen Urmund (Blastoporus) eines 6tägig bebrüteten Hühnereies. $^{150}/_{1}$.

a) Dotterhaut. Sie zeigt eine gefaltete Stelle, wie sie um diese Zeit oft noch viel ausgeprägter vorkommen, ohne Kunstproduct zu sein.

b) Ectoderm, in einen breiten Endstrang übergehend.

c) Mesoderm, eine einschichtige Lage platter Zellen.

d) Entoderm als geschlossener Randwulst.

Figur 9. Gastrula des Hühnchens mit Urmund und Primitivrinne, schematisch. Der Dotterpfropf ist dunkel gehalten.

Figur 10. Urmund und Primitivrinne eines Knochenfisches.

Figur 11. Urmund und Primitivrinne des Frosches. Die Rusconische Oeffnung ging nach vorn in einen engen Schlitz über, in dessen Fortsetzung die Primitivrinne liegt.

Tafel XXXVIII.

Figur 12. Ovale Keimscheibe des unbebrüteten Hühnereies, von der entodermalen Fläche aus. Die Area pellucida zeigt im vorderen Bezirk ein dunkel gehaltenes Lückenwerk, welches nach dem in der Figur unten gelegenen hinteren Bezirk der Keimscheibe (*l*) mehr und mehr sich verliert. Die Substanzstränge und -Platten sind weiss gelassen.

Figur 13. Keimscheibe eines 6 Stunden bebrüteten Eies, von unten; im vorderen Bezirk noch durchbrochenes Entoderm zeigend. Die Lunula des letzteren ist dichter geworden.

Figur 14. 9stündiges Hühnchen, Dorsalansicht des gehärteten Präparates, bei schief auffallender Beleuchtung. Der Primitivstreif grenzt mit seiner Basis an den Randwulst. Primitivrinne fehlt noch.

Figur 15. 12stündiges Hühnchen. Der Primitivstreif zeigt die Primitivrinne und scheint mit seiner Basis in zwei seitliche Schenkel auszulaufen. Vorderes und hinteres Ende des Primitivstreifs werden von der Primitivrinne nicht durchschnitten. Strahlenförmige Figur der Ectodermzellen der Area pellucida um den Kopftheil des Primitivstreifens.

Figur 16. 15stündiges Hühnchen, mit Primitivstreif und -Rinne; Kopf- und Schwanzplatte des Primitivstreifens. Die Breiten- und Längenausdehnung der letzteren ist nach Schnitten in die Figur eingetragen. Vor der Kopfplatte die Nabelrinne. Der Rand der Keimscheibe, welchen die Figur nicht vollständig wiedergibt, zeigt in der hinteren Verlängerung der Primitivrinne bei *x* die Randkerbe.

Alle Figuren dieser Tafel sind bei 16 f. Vergrösserung gezeichnet.

Fig 1
Fig 2
Fig 3.
Fig 4
r
n
Fig 5
Fig 6
Fig 7
a
b
n
Fig 8
a
b
c
d
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.

Fig. 12.

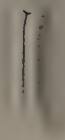


Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15

Fig. 16.

Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien.

Von

Dr. G. Born.

Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.

Mit Tafel XXXIX—XLI.

In einem am 26. Juli dieses Jahres gehaltenen Vortrage habe ich der naturwissenschaftlichen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur die von mir bei einigen Vertretern der beiden einheimischen Amphibienfamilien gemachte Entdeckung eines Thränennasenganges vorgelegt, musste aber bei dieser vorläufigen Mittheilung die Entwicklungsgeschichte der genannten, bisher unbeachtet gebliebenen Bildung noch unerörtert lassen. Weitere Untersuchungen haben mich in den Stand gesetzt, dieses Versäumniss jetzt nachholen zu können. Für diese Arbeit erwies sich bald eine gleichzeitige, eingehende Beachtung der Entstehung und der entwicklungsgeschichtlichen Veränderungen des Ethmoidalskeletes und der Nasenhöhle selbst als unerlässliche Vorbedingung. Bei der Behandlung dieser Materien erhoben sich dann allgemeine morphologische Fragen von Wichtigkeit: Ueber Herkunft und Bedeutung des Eigenskelets der Nasenhöhle, der Wände sowohl, als der muschelartigen Einragungen, über die Beziehungen desselben zu den ursprünglichsten und allgemein verbreitetsten Anlagen des Gesichtsschädels, endlich über das Verhältniss des neugefundenen Thränencanals der Amphibien zu den gleichnamigen und jedenfalls gleich funtionirenden Apparaten der höheren Wirbelthiere, die bekanntlich

ontogenetisch an sehr frühe und auf die Architektonik des Gesichts sehr einflussreiche Formbildungen anknüpfen. Ich werde zunächst eine eingehende Beschreibung der Nasenhöhle, ihrer Wände und Drüsen, des Thränencanales und seines Verlaufes bei den erwachsenen Thieren geben, dann die Entwicklungsgeschichte dieser Theile folgen lassen und einen allgemeinen Theil, eine Erörterung der einschlagenden morphologischen Probleme daran anschliessen.

Von Urodelen habe ich vorzüglich Triton cristatus und taeniatus, von Anuren Pelobates fuscus und Rana esculenta untersucht. Diese Beschränkung auf wenige Arten ergab sich, abgesehen von der Schwierigkeit der Beschaffung des entwicklungsgeschichtlichen Materials, bei der unumgänglichen Untersuchung einer grossen, möglichst zusammenhängenden Reihe von Larvenstadien von selbst, da, wie jeder Sachverständige bestätigen wird, schon die Anfertigung und Durchmusterung einer einzigen Schnittserie durch einen Froschkopf ein aussergewöhnliches Maass von Zeit und Geduld erfordert. Die übrigen einheimischen Anuren und Urodelen habe ich nur beiläufig berücksichtigt, um mich zu überzeugen, dass dieselben im fertigen Zustande sowohl, als in der Entwicklung von dem nach den ausgewählten Beispielen gestalteten Bilde nicht erheblich abwichen. Einige auffällige Besonderheiten werde ich an geeigneter Stelle zur Sprache bringen. Wo die Messerpräparation ausreichte, ist dieselbe benutzt worden. Bei den ontogenetischen Untersuchungen war ich meistentheils auf die Resultate der Schnittserien angewiesen. Aber auch Dinge, die der Präparation noch zugänglich sind, zerlege ich gern ausserdem noch auf dem Mikrotome: Einmal wird der Beobachter dabei gezwungen behufs Reconstruction des Gesammtbildes aus den Durchnitten jeder Einzelheit der Form mit dem Auge aufs genaueste nachzugehen, zweitens ist die Abgrenzung der morphologischen Elemente hier eine viel sicherere, als bei der Präparation; sie geschieht nicht nur auf Grund der Wahrnehmung nebensächlicher und mitunter trügerischer Unterschiede, wie der verschiedenen Härtegrade der Gewebe, sondern beruht auf der gleichzeitigen Beobachtung der Form und der histologischen Structur; endlich ist es bei der Untersuchung zusammenhängender Schnittserien beinahe unmöglich, irgend etwas zu übersehen, wie dies selbst bei der genauesten Loupenpräparation, wo doch immer oberflächliche Theile entfernt werden müssen, um die tiefer liegenden sichtbar zu machen, so leicht der Fall ist. Um auch von Gegenständen, die eine sichere Präparation kaum mehr zulassen, ein plastisches, in

seinen Dimensionen richtiges Bild herzustellen, habe ich mir eine Methode ersonnen, nach der wenigstens für schärfer begrenzte Theile aus den Schnitten ziemlich genaue Wachsmodelle in kurzer Zeit gearbeitet werden können. Es ist nicht schwer, einen zweckmässig behandelten und eingeschlossenen Kopf auf einem guten Mikrotome so in eine Serie von gleichmässig dicken Schnitten zu zerlegen, dass zwanzig auf einen Millimeter kommen. Die Theile, welche modellirt werden sollen, zeichne ich aus jedem Schnitte mittelst eines Prismas vierzig Mal vergrössert auf eine aus mit Terpentin versetztem Wachs-Stearingemisch gegossene Platte von 2 Millimeter Dicke. Die aufgezeichneten Umrisse werden mit dem Messer sorgfältig ausgeschnitten und die ausfallenden Figuren genau und fest aufeinander gedrückt. Mit einem heissen eisernen Spatel rundet man die vorstehenden Schnittkanten, und vollendet die Verklebung. So entsteht allmälig ein in allen Dimensionen richtig vergrössertes Modell der betreffenden Theile. Platten von beliebiger und sehr genau bestimmbarer Dicke stelle ich mir folgendermassen her. Mittelst Eingiessen der heissen Masse in ein vorher gewogenes Maassgefäss und nochmaliges Wiegen bestimme ich das specifische Gewicht derselben im festen Zustande. Aus dem specifischen Gewichte lässt sich die zu einer rechteckigen Platte von bestimmter Dicke nöthige Menge des Gemisches leicht berechnen. Die Flächenausdehnung der Platte wird nach der Weite des rechteckigen Gefässes mit senkrechten Wänden, in welches man die Masse eingiesst, bestimmt. Um eine vollständig planparallele Platte zu erhalten giesse ich die für die gewünschte Dicke berechnete Menge des geschmolzenen Gemisches nicht direct auf den Boden des Gefässes, sondern auf eine mindestens 1 Zoll hohe Schicht heissen Wassers aus. Auf diesem vertheilt sich das flüssige Wachs ganz gleichmässig. Sobald dasselbe einigermassen fest ist, schneide ich die Platte, um ein nachträgliches Zerreissen bei der Abkühlung zu vermeiden, heraus und lasse sie auf horizontaler Unterlage vollends fest werden. Der kleine Fehler, den die aufgeworfenen Ränder einführen, ist für unsern Zweck unerheblich, lässt sich übrigens auch leicht durch Rechnung eliminiren. Die nach dieser Methode hergestellten Modelle sind nicht besonders elegant, bieten aber den grossen Vortheil, dass sie ein verhältnissmässig richtiges, plastisches Bild des Gegenstandes darbieten und ohne weitere Uebung von jedem angefertigt werden können. Die Zahlenverhältnisse, die ich für die Dicke der Schnitte, der Platten und für die Vergrösserung gewählt

habe, sind natürlich nicht die einzig möglichen. Man kann die Zahl der Schnitte, die aus der Längeneinheit des Präparates hergestellt werden, beliebig variiren, muss nur dann immer die übrigen Factoren entsprechend abändern. Meinen Zwecken genügten fast durchaus Frontalschnitte; selten habe ich Horizontalschnitte zu Hülfe gezogen. Die Vorbereitung zur Zerlegung bestand darin, dass die Thiere entweder in concentrirter wässriger Pikrinsäurelösung getödtet wurden (wenn es sich um Larven handelte), oder dass die frisch abgeschnittenen Köpfe in dies Reagens geworfen wurden. Die stark verknöcherten Schädel ausgewachsener Thiere gelingt es rasch und mit Schonung der Elementartheile zu entkalken, wenn man dieselben geradezu in Pikrinsäureschlamm, womöglich mit aufgesperrtem Rachen, begräbt und nur wenig Flüssigkeit über der Schicht der Krystalle stehen lässt. Den dünnen Deckknochen der Larven und junger Thiere werden schon durch die Lösung die Kalksalze entzogen. Nur monatelange Einwirkung der Säure schadet den zarten Geweben der Larven erheblich. Freilich ist eintägiges Einlegen, wie es Ranvier vorschreibt, am allerbesten. Aus der Pikrinsäure bringe ich den hinter den Augen abgeschnittenen Kopf in eine schwach ammoniakalische wässrige Karminlösung von dunkelrother Farbe. Handelt es sich um umfangreiche Stücke oder solche, die lange in Pikrinsäure gelegen sind, so muss der Ammoniakgehalt grösser sein. In der Karminlösung bleiben die Köpfe im verschlossenen Glase 1 bis 2 Tage, werden dann mit ganz schwachem Spiritus einige Stunden gespült, darauf in mittelstarken und endlich in absoluten Alkohol übertragen, in dem sie beliebig lange Zeit aufbewahrt werden können. Die so hergestellte Gesammtfärbung ist eine durchaus gleichmässige, betrifft vorzüglich die Kerne, differenzirt aber auch verschiedene Intercellularsubstanzen — Knochen werden roth, Muskeln gelblich, ebenso verhornte Epithelien, die Intercellularsubstanzen der verschiedenen Knorpel weiss bis röthlich u. s. w. Die Präparate sehen sehr elegant aus und selbst feine Structuren, wie Riechepithelien und Flimmerzellen, bleiben erhalten. Ich vermuthe, dass die Hauptvorzüge des Verfahrens, die Gleichmässigkeit und das tiefe Eindringen der Färbung, darauf beruhen, dass es sich hier nicht um eine einfache Imbibition des Karmins, sondern gleichzeitig um einen chemischen Process, die Neutralisirung der Pikrinsäure durch das geringe überschüssige Ammoniak, handelt, wobei die oberflächliche oder tiefe Lage der Schichten weniger in Betracht kommt.

Die verhornte Epidermisdecke erwachsener Thiere erschwert das Eindringen des Karmins sehr: man versäume daher namentlich bei diesen die Vorsicht nicht, den Rachen der Thiere aufzusperren und lasse dieselben längere Zeit in der Lösung. Ein vorzügliches Einbettungsverfahren für die im ganzen gefärbten und in absolutem Alkohol gehärteten Köpfe habe ich in dem von KLEINENBERG in seiner Uebersetzung der FOSTER-BALFOUR'schen Grundzüge der Entwicklungsgeschichte pag. 216 bis 218 angegebenen kennen gelernt und wende dasselbe mit einigen Abänderungen, die ich für vortheilhaft befunden habe, jetzt ausschliesslich an. Der Wunsch, zur Verbreitung dieser Methode das Meinige beizutragen, veranlasst mich, eine ausführliche Beschreibung hier folgen zu lassen. Aus dem absoluten Alkohol werden die im ganzen gefärbten Stücke in Bergamottöl gebracht und bleiben darin, bis sie von demselben vollständig durchdrungen sind — man erkennt dies daran, dass das Roth derselben etwas dunkler und transparenter wird — dann werden sie in eine bei gelinder Wärme schon flüssige Masse übertragen, die aus 4 Theilen Spermaceti und 1 Theil Ricinusöl besteht und in derselben bei etwa 40 Grad $^1/_2$ Stunde gelassen. Ich giesse die Masse, da ich mit dem Mikrotome schneide, in Blechformen aus, die zu der Zwinge meines Instrumentes in verschiedenen Einstellungen passend gearbeitet sind und deren Boden abnehmbar ist, um die erstarrte Masse sammt dem in dieselbe eingelegten Präparate herauszuschieben. Kurz vor dem Erstarren giebt man dem Präparate seine definitive Lage. Luftblasen werden mit einer heissen Klinge entfernt. KLEINENBERG benetzt das Messer mit Oel: das ist eine höchst unangenehme Zugabe: ich habe gefunden — und dies ist, hoffe ich, eine Verbesserung der Methode. — dass man ebenso gut zur Befeuchtung der Klinge absoluten oder nahezu absoluten Alkohol benutzen kann. Schwächerer Spiritus ist zu vermeiden, denn derselbe giebt in der Mischung von 4 Theilen Terpentin auf 1 Theil Kreosot, in welchem man die Schnitte zur Auslösung der Masse bringen muss, trübende Wasserblasen. In absolutem Alkohol lassen sich vor Wärme geschützt die eingeschmolzenen Stücke Wochen lang aufbewahren. Zwar wird dadurch das Ricinusöl theilweise ausgezogen — man findet immer einige abgelöste Fettflocken im Grunde des Glases —, aber dies thut der Schneidbarkeit der Masse keinen Eintrag, ja verbessert vielleicht dieselbe. Aus der obigen Mischung übertrage ich regelmässig noch in reines Kreosot oder Nelkenöl, weil es dadurch meist gelingt, die bis dahin eingerollten Schnitte auszubreiten. Ich be-

nutze ein nach den Angaben des Herrn Stabsarzt Long hierselbst von Schiek in Berlin construirtes, dem bekannten Leyser'schen nachgebildetes Mikrotom. Es besitzt vor diesem namentlich den Vorzug, dass die Pincette, welche das Präparat trägt, nicht fest auf dem Schlitten sitzt, sondern an einer senkrechten Axe auf- und niedergeschoben und um dieselbe gedreht werden kann: eine Schraube stellt sie in gewünschter Höhe an dem senkrechten Stifte fest. Das zugehörige Messer ist so »geschränkt«, dass die untere Fläche des schneidenden Keils am tiefsten von allen Theilen des Messers steht, so dass nicht, wie bei allen andern Messern, ein unter der Schnittebene liegender Theil über das Präparat hinweggedrückt werden muss. Auf den schwierigsten Theil der Technik, das Auflegen so lückenreicher Schnitte, wie die durch die Nasengegend einer Froschlarve sind, will ich in Rücksicht auf den Raum nicht näher eingehen. Für gröbere Untersuchungen z. B. der Skeletverhältnisse genügen 20—25 Schnitte auf den Millimeter. Für feinere Untersuchungen, z. B. über Epitheleinwachsungen muss man bis auf 30 bis 40 steigen, wobei man aber für grosse Objecte natürlich auf Vollständigkeit Verzicht leisten muss. Bei der Altersbestimmung der Froschlarven habe ich mich nach der Entwicklung der hinteren Extremitäten, der Befreiung der vorderen aus ihrer Hülle, dem Abwerfen der Hornkiefer, der Erweiterung der Mundspalte und dem Grade der Resorption des Schwanzes gerichtet. Bekanntlich stehen aber diese Erscheinungen weder zu einander, noch zu den innern Organen in Bezug auf ihre Ausbildung in fester Correlation; man findet z. B. mitunter bei einem Thiere, das erst eine vordere Extremität entwickelt hat, die Knorpel der Nase viel weiter entwickelt, als bei einem anderen, das nicht nur beide vordere Extremitäten, sondern auch schon die Anfänge der Resorption des Schwanzes zeigt. Am unzuverlässigsten ist für Froschlarven die Bestimmung der Länge. Riesige Exemplare von Pelobates fuscus von 12 Cm. Länge, die ich einmal vereinzelt in einem Teiche fand, zeigten sich nicht weiter ausgebildet, als halb so grosse. Für Tritonen dagegen gibt das Längenmaass einen ziemlich richtigen Maassstab für die Beurtheilung der Entwicklungsstufe ab.

Dass die Nasenhöhle der Anuren nicht, wie die älteren Autoren meinten, ein einfaches Loch darstelle, welches gewissermassen von der äusseren Haut durch das Gesicht in die Mundhöhle durchgeschlagen sei, ist in neuerer Zeit allgemein anerkannt, doch findet sich nirgends eine genügend eingehende Schilderung der betreffenden

Formverhältnisse. Ich werde daher die Anschauung, die ich mir von dem sehr complicirten Spaltensystem, das die Nasenhöhle des Frosches bildet, nach den aus Schnittserien construirten Modellen verschafft habe, im Folgenden ausführlich wiedergeben. Die Spalten sind so eng und complicirt, die Epithelien so leicht zerstörbar, es handelt sich um so kurze, Theile eines Millimeters umfassende Strecken, dass auch die sorgfältigste Loupenpräparation zur Klarlegung der Verhältnisse allein kaum ausreicht. Ein Querschnitt, der vor der Choane durch die Nasenhöhle gelegt ist, zeigt dieselbe aus einem oberen weiten rundlichen und einem unteren schmalen, nach unten und innen concav gebogenen Theile zusammengesetzt (vergl. Fig. 1, das Bild des aufgelegten Schnittes), welche beide mit einander durch einen schief aufsteigenden Spalt communiciren. Der obere weite Raum liegt dem septum an: er allein ist mit hohem Riechepithel ausgekleidet; der untere erreicht das septum nicht, sondern ist durch einen Wulst, der am Boden der Nasenhöhle neben dem septum hinzieht, eine Angabe, welche in allen Beschreibungen wiederkehrt, von diesem getrennt. Die Grundlage des Wulstes bilden eine Anschwellung des knorpligen Bodens und eine Drüse (vergl. auch Fig. 13$_j$). Der absteigende Schenkel des unteren gebogenen Raumes liegt dem maxillare (Fig. 13m_j, von dessen Gesichts- und Gaumenplatte umschlossen, an: er stellt die Kieferhöhle des Frosches dar. In den horizontalen Schenkel des unteren Nasenraumes öffnet sich die Choane. Die Kieferhöhle setzt sich noch weiter nach hinten fort und sieht mit ihrer inneren offenen Seite in die Choane oder richtiger gesagt, in das cavum oris (Fig. 12A_j). Beim Frosch ist der Gaumen so kurz, dass das antrum maxillare sich nur mit seinem vorderen Theile in die Nasen- mit seinem hinteren in die Mundhöhle öffnet: eine Verlängerung des Gaumens schafft den Zustand, wie wir ihn bei den höhern Typen der Wirbelthiere finden, bei welchen die Kieferhöhle direct nur mit der Nasenhöhle communicirt. Hinter die Choane erstreckt sich noch eine blindsackartige Ausstülpung des oberen weiten Raumes bis zu der vorderen Wand (Ethmoidalwand) des Schädels. Nach vorn zu verkürzt sich der absteigende Schenkel des unteren Schlitzes, das cavum maxillare, immer mehr und hört gerade da auf, wo die beiden Falten, die von der äussern und innern Wand her die Communication zwischen den beiden Abtheilungen der Nase bis auf einen engen Spalt beschränkten, sich zu einer horizontalen Scheidewand zwischen diesen beiden zusammenschliessen (vergl. Fig. 1 und die Fig. 16$_j$). Die Nasenhöhle endigt also nach vorn in zwei

Blindsäcke, einen oberen rundlichen und einen unteren abgeplatteten in den Fig. *on* und *un*, welche beide hohes Riechepithel an ihren Wänden zeigen. Zu diesen beiden, welche schon in den nur durch eine enge Spalte verbundenen Abtheilungen der einfachen Nasenhöhle präformirt waren, kommt noch ein dritter Blindsack hinzu, der in dem äusseren Theile der erwähnten horizontalen Scheidewand gelegen ist, und auf ihrem freien Rande ausmündet (Fig. 1 bei *x*). Die drei Blindsäcke liegen, wie man sich an jedem dicht vor oder in der äussern Nasenöffnung durch den Schädel gelegten Frontalschnitte überzeugen kann (vergl. Fig. 8, 9, 10, 16 und 20) folgendermassen: Der obere rundliche und zugleich weiteste liegt dem septum an und endet nach vorn in eine Kuppel; der untere abgeplattete, welcher vorn weiter als hinten ist, zieht von aussen nach innen und vorn unter dem oberen hin; der seitliche Blindsack liegt in der äussern Furche zwischen den beiden andern und zwar genauer gesagt zwischen einer besondern seitlichen Ausstülpung des oberen (Fig. 1 *on*), in welche die äussere Nasenöffnung mündet, und dem unteren. Der seitliche Blindsack ist vorn schmal, hinten breit, so dass er von oben gesehen ein Dreieck darstellen würde. Er öffnet sich mit dem innern Basiswinkel auf dem freien Rande der horizontalen Scheidewand, so dass er in den Schnitten je nach der Richtung derselben zuerst in den oberen, oder zuerst in den unteren Blindsack auszumünden scheint (vergl. Fig 1 bei *x*). Diese Oeffnung ist aber nicht die einzige, sondern von der Ausmündungsstelle am freien Rande der horizontalen Scheidewand her ist die ganze Decke der Basis des dreieckigen Raumes, den der seitliche Blindsack darstellt, gegen die über ihm liegende, eben erwähnte seitliche Ausstülpung des oberen Blindsackes aufgeschlitzt (Fig. 1 bei *y*). Die apertura nasalis externa führt also nicht direct in den oberen Blindsack, sondern in einen an der Aussenseite desselben gelegenen, durch eine Falte unvollkommen von ihm abgegrenzten Raum, der nach hinten mit der Ausmündung des seitlichen Canales in Zusammenhang steht.

Die knorpligen Stützen der Nasenhöhle und ihrer Ausbuchtungen sind der Beschaffenheit dieser selbst entsprechend vorn complicirter, wie hinten. Ein allgemeines Bild ist folgendes: Die Nasenhöhlen sind durch ein vollständiges, hyalinknorpliges septum (Fig. 2 *s*) von einander geschieden und an ihrem vorderen und hinteren Ende von zwei mit dem septum zusammenhängenden Knorpelschalen umfasst, welche durch eine schmale Decke längs des septums (Fig. 2 *d*, und

einen vorn vollständigen, weiter hinten durch die Choane ausgeschnittenen Boden mit einander verbunden sind (Fig. 2 *b*), während an den Seiten der Nasenhöhlen von vorn her ein complicirtes Spangenwerk sich hinzieht, welches die Umgrenzung der hinteren Knorpelschale bei den meisten Anuren im erwachsenen Zustande nicht erreicht. Die hintere Schale ist in die quere, bei jungen Thieren knorplige, bei alten durch Bildung des os enceinture theilweise verknöcherte Scheidewand eingegraben, welche die Schädelhöhle nach vorn abschliesst und sich seitlich in die Gaumenbalken verlängert. Diese Ethmoidalwand ist jederseits neben dem septum durch ein grösseres Loch für den olfactorius und nach aussen von der Schädelwand, die sich von hinten an dieselbe ansetzt, durch ein kleineres für den ramus nasalis des 1. Trigeminusastes durchbrochen. In dieser Schale ruht das hintere blinde Ende der Nasenhöhle. Die vordere Schale ist viel weniger gleichmässig und weniger vollständig; weniger gleichmässig deswegen, weil die 3 Blindsäcke nicht gleich weit nach vorn reichen — der seitliche am wenigsten weit —, und weil die Dicke der Schale selbst in der Mitte viel grösser ist, als an den Seiten. Dieselbe sendet bei Rana (Fig. 16 und 17) aus ihrer innern Wand knorplige Scheidewände (muschelartige Vorsprünge der Autoren) zwischen die 3 Blindsäcke nach rückwärts hinein, so dass jeder derselben in einer besonderen Knorpelschale liegt, die sich seiner eigenthümlichen Gestalt accommodirt. Vollständig ist nur die knorplige Begrenzung des unteren Blindsackes (vergl. Fig. 3 *b*). Die äussere Wand des oberen, respective seine seitliche Ausbuchtung läge ganz frei, wenn sich nicht ein muschelartig ausgehöhlter, halbmondförmiger Knorpel (Fig. 2, 3, 1*n*) vorn und aussen um dieselbe legte, der nur an einer kleinen Stelle seiner unteren Umrandung mit der darunter liegenden oberen Wand des unteren Blindsackes verwachsen ist. Es ist dies der Nasenflügelknorpel der Autoren. Aber auch so lässt er den hinteren und unteren Theil der seitlichen Ausbuchtung des oberen Blindsackes ohne knorplige Bekleidung (Fig. 3 zwischen *n* und *p*). Sein oberer Rand umrahmt von vorn und aussen die apertura nasalis externa (Fig. 2, 3 bei *A* und Fig. 9, 10, 20). Die Knorpelschale für den äusseren Blindsack ist in der ganzen lateralen Hälfte der obern Seite von vorn her durch eine breite Spalte (vergl. Fig. 16, 17 und Fig. 27) eingeschnitten. Die seitliche knorplige Begrenzung des unteren Blindsackes reicht nach hinten nur bis dahin, wo sich aus seiner äussern Seite die Kieferhöhle herabzusenken beginnt (vergl. Fig. 3 bei *k*).

dagegen verlängert sich seine Decke mit 2 Knorpelfortsätzen in die beiden Falten, die den Zugang von dem obern Raume der einfachen Nase zu dem unteren verengen. Der innere Fortsatz entfernt sich vom septum, er endigt bald. Der äussere bildet eine knorplige Decke für die Kieferhöhle, senkt sich mit derselben stark nach unten, und verbindet sich mit einer Knorpelspange (Fig. 2, 3, 4 *sch*), die der gekrümmten Wand der Nasenhöhle entsprechend schief vom vordern Theil der Decke nach rückwärts herabsteigt zu einer breiten Platte (Fig. 3 *p*, die eine unvollständige Seitenwand der einfachen Nasenhöhle darstellt. Nur bei Bombinator erreichte dieselbe auf den Schnitten durch den Kopf eines jungen Thieres den vordern Rand der hinteren Knorpelschale. Wie bei Rana fand ich auch die Verhältnisse bei Bufo variabilis. Bei Pelobates findet sich nur zwischen dem unteren und seitlichen Blindsacke eine knorplige Scheidewand, medianwärts davon, wo sich bei Rana der Knorpel noch zwischen dem oberen und unteren Blindsacke hindurch erstreckt, ist bei diesem Thiere die Scheidewand nur bindegewebig (vergl. Fig. 2, 4 und Fig. 10 mit Fig. 17). An dem Modell sieht man daher an Stelle der Scheidewand zwischen dem oberen und unteren Blindsack nur einen First (bei *f* Fig. 2 und 4) an der Innenwand der Nasenhöhle herumlaufen. Aber auch der seitliche Blindsack entbehrt bei Pelobates viel mehr der knorpligen Wände als bei Rana. Von dem Innenrande seines knorpligen Bodens erhebt sich ein nach aussen gekrümmter Haken, der denselben innen und oben nur unvollständig einscheidet (Fig. 2, 3, 4 und Fig. 9, 10 *h*). Bombinator steht in Beziehung auf die Ausbildung der knorpligen Scheidewände in der Mitte zwischen Pelobates und Rana. Das knorplige septum ist hinten namentlich in der Mitte seiner Höhe sehr dünn; es verbreitert sich nach vorn stark. Der knorplige Boden besitzt einen weiten Ausschnitt für die Choane, der durch Entwicklung eines Deckknochens, des vomers, gesäumt und verengt wird. Die Kieferhöhle senkt sich neben dem freien Aussenrande des Bodens herab. Hinter der Choane verbreitert derselbe sich und verschmilzt mit der sich zu ihm herabsenkenden Decke zu der beschriebenen hinteren Knorpelschale. Der freie Rand des Bodens ist dicker als die Ansatzstelle am septum. Am stärksten tritt dies in der Choane hervor. Auf dem Querschnitte erscheint er daselbst kolbig verdickt. Bei Bufo ist die Verdickung am stärksten und erscheint von der Aussenseite her eingefurcht. An der Grenze zwischen der vorderen Wand, dem septum und dem Boden ist in der Knorpelkapsel bei Rana ein grosses Loch, durch welches

der Hauptzweig des Nasalastes des trigeminus die Nasenhöhle verlässt und durch welches reichliche Knäuel der glandula intermaxillaris in das vordere Ende des unteren Blindsackes eindringen. Erweitert wird diese Oeffnung dadurch, dass der vordere Theil des septums niedriger ist, als der Boden der Nasenhöhle. Bei Pelobates sind es 2 kleinere Oeffnungen (Fig. 2); die eine an der angegebenen Stelle, die andere etwas dahinter am Boden der Nasenhöhle neben dem septum. Bei Bombinator ist das septum im vorderen Theile von unten her so stark eingebuchtet (vergl. Fig. 20 unter *s*), dass die innere Seite des untern Blindsacks in einem weiten Spalte blossliegt, durch welchen sich Drüsen hindurchdrängen, die in den unteren Blindsack einmünden, Verhältnisse, auf welche ich noch näher zurückkomme. Die knorplige Nasenkapsel sendet folgende Fortsätze aus: Erstens von der Aussenseite des Bodens in der Ebene der vordern Wand einen nach aussen gerichteten plattgedrückten, an seinem Ende zweizipfligen Knorpelhaken, auf welchem sich das intermaxillare und maxillare begegnen: ich nenne ihn mit ECKER den Oberkieferfortsatz (Fig. 2, 3 und 5 *OK*). Bei Bombinator ist derselbe von hinten her ausgehöhlt und die Kieferhöhle sendet eine nach vorn blinde Ausbuchtung in die Höhlung (vergl. Fig. 20[1]). Der zweite Fortsatz ist von WIEDERSHEIM erst kürzlich entdeckt und l. c. pag. 23 so genau beschrieben worden, dass ich seine Angaben hier nur zu kopiren brauche. »Interessant waren mir zwei zarte Knorpelbälkchen, welche an der vordersten Grenze des der Mundhöhle zugewandten

[1]) Aus dieser Beobachtung erklärt sich mir jetzt Tafel IV Fig. 17 in WIEDERSHEIM's »Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien« Zeitschrift für wiss. Zoolog. Bd. XXVII, welche mir lange unverständlich geblieben war. Der Schnitt ist nicht rein frontal gefallen, sondern ist mit seinem untern Rande etwas nach hinten abgewichen. In Folge davon ist der obere Blindsack gar nicht in demselben enthalten, sondern nur eine schräge Schnittfläche des Nasenflügelknorpels und daneben wahrscheinlich der vordere Rand des Septums (die beiden obersten blauen Stücke); dann folgen weiter nach unten der angeschnittene seitliche Blindsack, der untere Blindsack und die Ausstülpung der Kieferhöhle in den Oberkieferfortsatz der Nasenkapsel. Die Drüsen, welche im obern Theile des Bildes gezeichnet sind, liegen nicht in der Nasenhöhle, sondern vor und unter ihr. Der rundliche blaue Fleck innerhalb der Drüsen ist der Querschnitt des gleich weiter zu beschreibenden »WIEDERSHEIM'schen Knorpels«. Unverständlich ist mir der Buchstabe *K* geblieben, nach der Tafelerklärung der knöcherne Boden der Nasenhöhle. Ein solches Bild geben auf Frontalschnitten nur die beiden Gaumenplatten des intermaxillare, wenn sie ihrer ganzen Breite nach getroffen werden (wie in Fig. 21), dann handelt es sich aber nicht um einen knöchernen Boden der Nasenhöhle, sondern des Intermaxillarraumes.

hyalinen Bodens vom cavum nasale entspringen und die Drüsenmasse« (glandula intermaxillaris) »in der Sagittalebene durchsetzen. Sie steigen nach oben und vorn und erreichen eine Rinne am medialen Rand der Unterfläche des Zwischenkieferastes jederseits, welchen sie wie zwei Strebepfeiler vom Schädel abheben. In dem Augenblicke, wo sie diese erreichen, erscheinen sie medianwärts abgeknickt und laufen unter starker Verjüngung nach vorn, wo sie in dem Winkel ihr Ende erreichen, den der zahntragende und der aufsteigende Ast mit einander erzeugen«[1]).

Ein dritter Fortsatz (Fig. 3, 11 und 21 *v*), der in allen bisherigen Abbildungen des Batrachierschädels, die mir bekannt sind, entweder ganz fehlt, oder nur in Andeutungen vorhanden ist[2]), zieht vom untern Rande der Vorderseite des Nasenflügelknorpels unter dem obern Theile des aufsteigenden Astes des intermaxillare nach vorn und unten bis zu der Stelle, wo sich der Wiedersheim'sche Fortsatz an die Unterseite dieses Knochens anlegt. Beide Knorpelfortsätze sind etwas abgeplattet und an der Berührungsstelle schräg zu einander gestellt. Bei älteren Thieren verwachsen sie da, wo sie sich an einanderlegen (vergl. Fig. 21). Bei den Bufones, deren vordere Gesichtskante sehr steil ist (vergl. Fig. 25), steigen auch diese Fortsätze senkrecht nach unten mit geringer Abweichung nach innen herab. Der Fortsatz ist mit dem darüber liegenden Theile des intermaxillare so innig verbunden, dass man ihn nur schwierig unversehrt ablösen kann, während dies bei dem Wiedersheim'schen Knorpel viel leichter gelingt.

[1]) Andeutungen dieser Bildungen finden sich schon an einigen Stellen, so z. B. zeichnet Bruel (Zootomie aller Thierklassen, Atlas, Lieferung 3. Tafel XII Fig. 9 u. 10, 1) wenigstens die obere horizontale oder etwas aufsteigende Hälfte dieser Knorpelfortsätze ganz richtig; der am Zwischenkieferast liegende Theil fehlt in der Bruel'schen Abbildung. Unsern Fortsatz vielleicht sammt dem nächstfolgenden meint auch Leydig (Anatomische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1854), wo er pag. 106 sagt: »Der Schädel von Ceratophrys dorsata ist fast vollständig verknöchert bis auf die Nasenknorpel, wozu noch zwei schmale Knorpelstreifen an der untern Seite der aufsteigenden Aeste des Zwischenkiefers kommen;« den Zusatz »und zwei kleine rundliche Knorpelplatten etwas weiter davon nach aussen gelegen« weiss ich nicht zu erklären.

[2]) Dugès (Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens, mémoires prés. à l'académie royale des sciences. (math. et phys.) Tome VI.) lässt in seiner Fig. 6 Tafel I aus dem Vorderrande der Nasenkapsel ein paar kleine Höckerchen herausstehen, welche in Fig. 1, wo die Deckknochen mitgezeichnet sind, nicht dargestellt sind, also wohl von dem obern Ende des Nasalfortsatzes des Zwischenkiefers verdeckt sein sollen. Das sind wahrscheinlich Theile der in Rede stehenden Fortsätze.

Folgende Knorpelfortsätze sind nur einzelnen Arten eigenthümlich. Bei Pelobates fuscus verlängert sich das septum über die vordere Wand der Nasenhöhlen hinaus in einen hakenförmig gebogenen Fortsatz (vergl. Fig. 3) beinahe bis an den Zahnrand des intermaxillare, eine Besonderheit, die meines Wissens nach noch nicht bekannt ist. Dugès, Fig. 2. Tafel II zeichnet nur die nasalia, die dieser schnabelartigen Verlängerung des septums mit ihren vorderen Spitzen eine kleine Strecke über die Nasenwand hinaus folgen, diese selbst aber nicht. Das spatium intermaxillare ist in Folge dessen bei Pelobates erheblich verengt und die Knäuel der glandula intermaxillaris in ihm auf einen schmalen Raum zu Seiten und unter diesem Fortsatze beschränkt.

Bei Bufo variabilis entwickelt sich in der Naht zwischen den Gaumenfortsätzen der intermaxillaria ein hyaliner Knorpelstreif, der weder das vordere, noch das hintere Ende dieser Naht erreicht, also auch mit keinem Theile des Primordialkraniums zusammenhängt.

Alle Urodelen lassen aus dem äussern Ende des vordern Randes des Gaumenbalkens einen nach vorn spitz zulaufenden Fortsatz entstehen, der vom Oberkieferknochen umgeben ist. Keine der mir zugänglichen Abbildungen des Schädels von Rana esculenta zeigt denselben vollständig erhalten. Er läuft bei diesen Thieren bis unter den Oberkieferfortsatz der Nasenkapsel nach vorn (Fig. 16 in *m*), ohne je mit diesem zu verschmelzen. Er ist vom maxillare allseitig umschlossen und liegt an der Stelle, wo dessen Gesichts- und Gaumenplatte zusammenstossen.

Die Deckknochen der Mundhöhle haben erst ganz neuerdings eine eingehende Behandlung in der Arbeit meines Freundes O. Hertwig (Archiv für mikroskop. Anatomie 1874. Supplement über das Zahnsystem der Amphibien u. s. w.) erfahren, so dass ich füglich davon abstehen kann, dieselben hier näher zu schildern. Die äussern Verhältnisse der nasalia sind schon von Dugès und anderen genügend berücksichtigt, ich beschränke mich daher auf einige allgemeine Notizen und genauere Angaben über die cornets Dugès, deren Lage und Beschaffenheit von den Autoren sehr verschieden angegeben wird. Die Grössenentwicklung jedes einzelnen Deckknochens steht im umgekehrten Verhältniss zu der des Knorpels, dessen Rändern er aufliegt, oder was dasselbe sagen will, steht in geradem Verhältniss zu der Ausdehnung der unter ihm liegenden

Lücke im Primordialskelet[1]). Ecker (Anatomie des Frosches 1864. pag. 31) verlegt die cornets allein in die Nasenhöhle und corrigirt Cuvier, welcher meint, »es sei dieses kleine gezahnte Knöchelchen nach aussen vom Nasenloche befestigt«. Ecker sagt, man könnte vermuthen, Cuvier habe den an dieser Stelle befindlichen Nasenflügelknorpel damit verwechselt. Parker's Beschreibung (Development of the skull of the common frog, Phil. Transactions of the Royal society of London v. 161. pag. 175) des septo maxillare, wie er es nennt, lautet für den erwachsenen Frosch folgendermassen: »Das septo maxillare erscheint von oben als ein kleines Knochenkörnchen, das zwischen den Nasenfortsatz des intermaxillare und die Gesichtsplatte des Oberkiefers eingeklemmt ist, vor dem äussern Nasenloche. Von unten ist es als ein kleines gebogenes Knochensplitterchen in dem innern Nasenloche zu sehen. Ein querer senkrechter Schnitt von hinten angesehen (Plat. 10. Fig. 5. *s. mx.*) zeigt, dass es mehr als die Hälfte einer Röhre bildet, die die Vorderseite des Naseneinganges auskleidet und welche einen gekrümmten Fortsatz aussendet, den man besser vom Nasenloche aus sehen kann. Ein anderer Schnitt (Pl. X. Fig. 6 *s. mx*) zeigt, wie es auf dem Nasenknorpel an der Aussenseite bleibt und von hinten sich an das kleine klappenförmige Läppchen anschliesst, welches das äussere Nasenloch theilweise umschliesst.«

Diese Beschreibung ist bis auf die merkwürdige Angabe, dass das septo-maxillare vor dem Nasenloche gelegen sein soll, während es dasselbe von hinten her abschliesst, ziemlich richtig. Die übrigen Autoren verlegen das „turbinale" bald in die Nasenhöhle, bald an die Aussenseite derselben, eine befriedigende, klare Darstellung findet sich nirgends. Wenn man in Fig. 3, die Seitenansicht des Schädels eines jungen Pelobates betrachtet, so fällt sogleich eine grosse Lücke auf, welche im ganzen viereckig ist, vorn vom hintern Rande des Nasenflügelknorpels (*n*), oben und hinten von der früher erwähnten schief absteigenden Knorpelspange (*sch* und *p*), unten von der Decke

[1]) Von den Intermaxillaria will ich noch erwähnen, dass dieselben nicht nur den Wiedersheim'schen Knorpeln aufliegende Knochenplatten darstellen, sondern auch bis zur Vereinigung dieses Knorpels mit dem Fortsatze des Nasenflügelknorpels vollständige, von da bis zur vorderen Grenze der Nasenkapsel unvollständige Knochenwände von ihrem äusseren Rand herabsteigen lassen, Fig. 22 *i*, die den drüsenangefüllten Raum vor den Nasenkapseln auch im Innern in drei Abtheilungen theilen. Es ist dies bei Bombinator, den Wiedersheim untersucht hat, am wenigsten deutlich. Wir werden die vergleichende Bedeutung dieser Besonderheit später besprechen.

des untern Nasenganges begrenzt wird. In der obern vordern Ecke dieser Lücke öffnet sich das Nasenloch. Unter dem Nasenflügelknorpel verlängert sich die Lücke nach vorn bis zum Ansatz desselben an die Nasenkapsel. Man sieht daher durch dieses Fenster von aussen in den obern und seitlichen Blindsack hinein und sieht in seiner ganzen Ausdehnung den Knorpelhaken Fig. 3*h* vor sich, der den seitlichen Blindsack von innen und oben her überdeckt. Dieses Fenster wird bis auf wenige Lücken am oberen Rande, durch welche sich Drüsen hervordrängen, durch das lacrymale turbinale, septomaxillare, cornets der Autoren zugedeckt. Es bildet dasselbe mithin eine äussere feste Wand für die seitliche Ausstülpung des oberen Blindsackes und für den seitlichen Blindsack (vergl. Fig. S. 9, 10, 16, 17, 20*l*). Man bemerkt zugleich, dass der Nasenflügelknorpel, an den sich der Knochen nach vorn hin anschliesst, nicht in einer Flucht mit der Aussenseite der schiefen Knorpelspange liegt, an welche er nach hinten grenzt, sondern über die letztere nach aussen vorspringt; der Knochen folgt in dieser Beziehung dem Nasenflügelknorpel und bildet so für die hintere Seite der seitlichen Ausstülpung des oberen Blindsackes einen festen Abschluss (Fig. 27*l*). Der untere Theil dieser Wand dem hinteren Ende des seitlichen Blindsacks entsprechend, in welchem dieser mit der seitlichen Ausstülpung nach oben hin communicirt, ist durch ein Loch ausgebrochen, durch welches der Thränencanal in die Nasenhöhle einmündet (Fig. 27 *Th*, zwischen den beiden *l*). Die obere vordere Ecke des lacrimale gibt die hintere knöcherne Umgrenzung des Nasenloches ab. Das Nasenloch ist also von folgenden festen Theilen umgeben: Von innen von dem Anfange der Knorpelspange, die schräg von der Decke zur Seite herabsteigt, von vorn und aussen vom Nasenflügelknorpel, von hinten vom lacrimale. Aus der Innenseite des letzteren entsteht ein wagrechter, platter Fortsatz, der sich an den Aussenrand des Knorpelhakens anlegt, welcher bei Pelobates von innen und oben den seitlichen Blindsack umrahmt; dieser horizontale Knochenfortsatz vervollständigt die Decke des seitlichen Blindsacks und er ist es, welcher von der Nasenöffnung aus gesehen wird, den PARKER ganz richtig als den Flur des Naseneinganges beschreibt und welcher den Autoren wegen seines horizontalen Vorspringens in die Nasenhöhle als Nasenmuschel imponirte. Gerade für das lacrimale gilt vorzüglich der vorangestellte Satz, dass sich die Ausbildung des Deckknochens nach dem Maasse der Reduction des unterliegenden Knorpels richtet. Bei Rana z. B., wo eine be-

sondere knorplige äussere und vordere Wand für den seitlichen Blindsack existirt, ist das lacrimale fast ausschliesslich auf Begrenzung der seitlichen Ausstülpung des oberen Blindsackes beschränkt (Fig. 16 und 17) und bildet nur die äussere Hälfte der Decke des seitlichen Blindsackes. Bei Bombinator durchbricht der Thränencanal einfach den Knochen. Bei anderen erhält er von demselben eine längere röhrenartige Bekleidung.

Ich unterscheide in der regio nasalis 4 verschiedene Drüsen; 2 münden in die Nasenhöhle, 2 in die Mund- respective Rachenhöhle. Die wichtigste Drüsenansammlung, die glandula intermaxillaris, ist in neuester Zeit von Wiedersheim in Bezug auf Verbreitung und Zusammensetzung ausführlich behandelt worden. Ich habe einiges hinzuzufügen. Die glandula intermaxillaris verhält sich zu der Oeffnung in der vordern Wand des untern Blindsackes, durch den der trigeminus-Ast die Nasenhöhle verlässt, bei den verschiedenen Anurenarten nicht in gleicher Weise. Bei Pelobates legen sich die Knäuel derselben an die das Loch verschliessende Membran, ohne dieselbe zu durchdringen: das septum ist im vordern Theile von unten her fast gar nicht eingebuchtet und schliesst die Innenseite des untern Nasenganges bis auf die beiden engen Spalten vollständig ab. Bei Bufo ist die Einbuchtung des septums zwar auch noch eine geringe, es drängen sich aber doch eine Anzahl Drüsenschläuche in den untern Blindsack hinein, sie bleiben aber immer von denen der gleich zu besprechenden unteren Nasendrüse leicht unterscheidbar. Bei Rana sind die eindringenden Schläuche schon zahlreicher und inniger mit denen der andern Drüse verfilzt; endlich bei Bombinator (Fig. 20) ist das septum von unten und vorn her so tief eingebuchtet, dass der vordere Theil des untern Blindsackes sich nach innen weit öffnet; die glandula intermaxillaris dringt demgemäss nicht in den untern Blindsack ein, sondern umgekehrt: die Schläuche der unteren Nasendrüse liegen grösstentheils ausserhalb der Nasenhöhle unter und vor dem septum, sind dabei mit denen der glandula intermaxillaris untrennbar verwoben und ziehen nur mit ihren Ausführungsgängen durch die offene innere Seite in den unteren Blindsack hinein. »Unter der Knorpelspange hindurch, die das Nasengerüst mit dem Oberkiefer verbindet« wächst die glandula intermaxillaris nicht in die Nasenhöhle hinein, um sich in der Nasenhöhle am septum auszubreiten, wie Wiedersheim will, sondern schiebt ihre Ausläufer nur zwischen die Gaumenplatte des Oberkiefers und die Kieferhöhle ein, nicht weiter (vergl. Fig. 17). Die Drüse, die

sich längs dem septum ausbreitet, besitzt eine eigene Ausmündung in die Nasenhöhle hinein und zwar in den untern Blindsack kurz vor dessen Zusammenfliessen mit den andern beiden zu dem einfachen Nasenraum (Fig. 7 und 19); ich werde sie die untere Nasendrüse nennen[1]. Der Hauptverbreitungsbezirk dieser Drüse ist neben dem septum hin; bei Pelobates mehr an der innern Seite des unteren Blindsackes, bei Rana mehr hinter demselben bis zur Choane. Bei Bombinator liegt sie, wie erwähnt, grösstentheils ausserhalb der Nasenhöhle. Bufo steht in Bezug auf die Grenzen ihrer Verbreitung zwischen Rana und Pelobates. Auch ein histologischer Unterschied war zwischen der glandula intermaxillaris und der untern Nasendrüse zu beobachten: die Schläuche der letzteren erschienen kleiner und die Zellenleiber waren in Karmin roth tingirt, während sie in der benachbarten glandula intermaxillaris ganz hell blieben. undeutlich ist der Unterschied beim Frosch, am wenigsten merklich bei der Feuerkröte. Bufo besitzt auch an der innern Wand des obern Blindsackes eine Ansammlung schlauchförmiger Drüsen, von denen ich aber nicht sagen kann, ob sie mit der unteren in Zusammenhang stehen. Eine dritte Drüse findet sich bei allen untersuchten Anuren an der äusseren Wand der Nasenhöhle; ihre zahlreichen Ausführungsgänge sieht man an der Innenseite (vergl. Fig. 13 *gns*) und an dem vordern Rande der mehrfach besprochenen schrägen Knorpelspange und ihrer Fortsetzung nach hinten (*sch* und *p*, alinasale PARKER's). Von da aus füllen die Drüsenschläuche die Spalten aus, die zwischen dem lacrimale und der Knorpelspange bleiben, wuchern über dieselbe hinaus und umgeben den nasalen Anfang und die Einmündungsstelle des Thränencanales (vergl. Fig. 16 *gns*). Diese obere Nasendrüse war bei Bufo und Rana am stärksten entwickelt. Die vierte Drüse, welche ich Rachendrüse nenne, bildet ein queres Band, das dicht hinter den Choanen liegt und den Zahntheil des vomers umwuchert; eine Anzahl Schläuche ziehen sich an der Aussenwand in die Choane hinein und münden dort aus. Die übrigen öffnen sich an 2 symmetrischen Stellen — die ganze Drüse ist ursprünglich paarig; man sieht ihre Anlagen in Fig. 14 bei *a*) — in die Rachenhöhle.

Bei der vorläufigen Mittheilung bin ich in der Darstellung dem Wege gefolgt, der mich zu der Entdeckung des Thränencanales geführt hat[2].

---

[1]) Schon in der Dissertation von H. HOYER »de tunicae mucosae narium structura« Berlin 1857, ist diese Drüse richtig beschrieben und abgebildet.

[2]) WIEDERSHEIM citirt in seiner Arbeit über: »Salamandrina perspicillata

Hier sehe ich davon ab und verfahre in der Schilderung rein systematisch. Oben habe ich beschrieben, wie sich das hintere Ende des seitlichen Blindsackes durch einen breiten Spalt in seiner Decke in die seitliche Ausstülpung des oberen Blindsackes öffnet; an dieser Stelle zweigt sich von der Aussenseite des ersteren ein Canal ab, der durch die äussere knöcherne Wand desselben, das lacrimale, nach hinten und aussen hindurchtritt (vergl. Fig. 27). Bei Pelobates verläuft der Canal, wie erwähnt, eine kurze Strecke in einer röhrenförmigen Verlängerung des Knochens nach rückwärts, bei den andern Anuren passirt er nur ein Loch desselben. Von da zieht der Thränencanal weiter in der Richtung auf das untere Augenlid zu. Er liegt auf diesem Wege zuerst zwischen Haut und einer leichten Vertiefung nahe am untern Rande der breiten Knorpelplatte, welche die mit der Decke der Kieferhöhle verschmolzene schräge Knorpelspange in der Seitenwand der Nasenhöhle nach hinten sendet (Fig. 3*p*). Bei Pelobates schiebt sich zwischen den Canal und den Knorpel eine Strecke weit eine zungenförmige Verlängerung des lacrimale ein, bei

und Geotriton fuscus, ein Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen, Genua 1875, pag. 77« Anton Dugès, welcher behauptet, bei Bufo fuscus (unser Pelobates und nicht Bombinator, wie Wiedersheim zugesetzt hat) ein lacrimale und eine passage des larmes gefunden zu haben. Die betreffende Stelle bei Dugès lautet folgendermassen: »Der Seitenarm« (nämlich des Ethmoidal-Knorpels, unser querer Gaumenbalken), »der sich unter dem Frontonasale hinzieht, indem er sich an die innere Seite des Oberkiefers ansetzt, breiter wird und sich dann nach hinten wendet, ist ziemlich schwer auf irgend ein bekanntes Stück des Schädels der übrigen Wirbelthiere zu beziehen; indessen die gewöhnliche Nachbarschaft des lacrimale und des Ethmoids, die Beziehungen des ersteren zu den andern Knochen, die wir eben genannt haben, wie sie sich bei den Säugern und bei den Vögeln finden, hatten in mir schon die Vermuthung der vorstehenden Bezeichnung« (lacrimale) »erregt, als eine wichtige Beobachtung dieselbe bestätigte: Bei dem erwachsenen Bufo fuscus ist dieser Theil in die sehr ausgebreitete Verknöcherung des Ethmoids eingezogen und ist alsdann von einem trichterförmigen Loche durchbohrt, das in die Nasenhöhle führt und welches, wie es scheint, nur zur Durchleitung der Thränen (passage des larmes) bestimmt sein kann, obgleich ich keine Spur davon bei den übrigen Anuren, welche dieses Stück im knorpligen Zustande bewahren, gefunden habe.« — In der That verkalkt bei alten Exemplaren von Pelobates der quere Gaumenbalken eben so, wie das Septum, die Decke und die vordere Schale der Nasenknorpel, nie findet wirkliche Verknöcherung statt. Bei der Maceration bleibt das verkalkte Stück an dem Ethmoid hängen. Das trichterförmige Loch, welches es durchbohrt, ist der Canal für den Gesichtsast des Ramus primus quinti, den Dugès zwar sonst kennt, der ihm aber hier in dem verkalkten Stück fremd erschienen ist; — so erklärt es sich auch warum er in der unverkalkten branche laterale der übrigen Anuren keine Spur davon finden konnte. Von einem Thränencanal kann an dieser Stelle keine Rede sein.

Rana zahlreiche Ausläufer der obern Nasendrüse. Man kann den Verlauf des Canales auch so bezeichnen: Er tritt um den vordern Rand des untern Theiles der schrägen Knorpelspange (Fig. 3 *sch*) herum aus der Nasenwand heraus und zieht zwischen dem obern Rande des maxillare und dem unteren des nasale in dem Winkel, in welchem die Kieferhöhle von der Nasenhöhle abgeknickt ist, nach hinten. Nur bei Bombinator erreicht, wie oben erwähnt, das hintere Ende der Knorpelplatte in der Seitenwand der Nase den queren Gaumenbalken und auch nur bei diesem Thiere ist der Thränencanal auf seinem ganzen Wege von diesem Knorpel begleitet; bei den übrigen Anuren ist das letzte Stück, ehe er den queren Gaumenbalken überschreitet, ohne knorplige Unterlage; bei Bombinator nähert sich von oben her dem Gange das nasale sehr. Der Thränencanal geht, immer noch oberhalb des maxillare, über den queren Gaumenbalken hinweg und zerfällt am untern Augenlide in 2 Aeste, die getrennt, hinter einander am freien Rande der innern Hälfte des untern Augenlides ausmünden (siehe Fig. 25). Bei einer Rana in der Metamorphose lagen die Ausmündungsstellen an der innern Seite des Lides, bei älteren Thieren fand ich sie regelmässig der Aussenseite näher. Entfernt man an einem ausgewachsenen Frosche oder an einer ausgewachsenen Kröte die Nasenkuppe dicht vor dem ostium cutaneum [1]), wodurch die vorderen Enden der 3 Nasengänge blossgelegt werden, so gelingt es leicht, in den angeschnittenen seitlichen Blindsack eine feine Borste einzuführen und so weit an seiner äussern Wand hin vorzuschieben, dass sie am freien Rande des unteren Lides zum Vorscheine kommt. In umgekehrter Richtung ist die Sondirung des Canales etwas schwieriger, doch immerhin ausführbar. An der äussern Haut ist nichts vom Thränencanale zu sehen: er liegt unterhalb des schwarzen Bandes, das bei Rana esculenta meist von der Nase zum Auge zieht. Aus den dargestellten räumlichen Verhältnissen der Abgangsstelle des Thränencanals aus dem seitlichen Blindsacke erhellt, dass derselbe ohne den angegebenen Schnitt nicht sondirbar ist. Man kann sich dies folgendermassen klar machen: Nachdem die Kuppe der Nase entfernt und die Borste in den Thränencanal eingeschoben ist, wird die Haut mit Schonung desselben vorsichtig abpräparirt. Mit einer feinen Scheere nimmt man von der Decke des obern Nasenganges ein dreieckiges Stück so heraus, dass

[1]) In der vorläufigen Mittheilung ist an dieser Stelle statt »dicht vor« »dicht hinter« stehen geblieben.

ein Streifen der seitlichen Wand, der die hintere Begrenzung des Nasenloches und die Abgangsstelle des Thränencanals enthält, stehen bleibt. Dann spalte man die horizontale Scheidewand zwischen dem oberen und unteren Blindsacke dicht am septum. Wenn man das stehen gelassene Stück der seitlichen Wand jetzt etwas nach aussen drückt, so bekömmt man leicht die Ausmündungsstelle des seitlichen Blindsacks am freien Rande der horizontalen Scheidewand zu sehen: in diese wird eine zweite Borste eingeschoben, sie kommt auf der vordern Schnittfläche neben der ersten zum Vorschein. — Schlägt man die Haut von der obern Fläche der Nase herunter und umschneidet dieselbe vorsichtig an der Umschlagsstelle in die äussere Nasenöffnung, so bemerkt man, dass eine kleine Strecke rückwärts von dem hintern Rande des Nasenflügelknorpels ein derber Strang aus der Nasenwand aus-, und sogleich in die Haut eintritt[1]. Die Austrittsstelle selbst ist durch die obere Nasendrüse verdeckt. Räumt man die Drüse ab, so sieht man den Strang von Knochen, dem Os lacrimale, umgeben. Aus der Haut ist der Strang bis zum Lide hin leicht auszuschälen; ein grösseres Blutgefäss begleitet ihn: im Lide selbst ist die Blosslegung schwieriger. Schneidet man den Strang an, so findet man ein Lumen: eine Borste in dasselbe eingeführt kommt auf der Schnittfläche der Nase im seitlichen Blindsacke, nach rückwärts am freien Lidrande heraus. Der Gang ist an seinem nasalen Ende am weitesten, in der Nähe des Auges wird er sehr eng. Der Epithelbelag ist ganz derselbe wie im seitlichen Blindsacke: Flimmerepithel, am Grunde der cilientragenden Zellen noch eine Lage Kerne. Reste der Flimmerhaare fand ich häufig im Lumen des Durchschnittes des Canals. Um das Epithel trifft man bei jüngeren Thieren eine breite Schicht Schleimgewebes und erst auf diese folgt eine festere, bindegewebige propria vergl. Fig. 26); bei älteren Thieren ist das Schleimgewebe undeutlicher geworden und von Bindegewebsfasern durchzogen. Die Wand des Thränencanals verhält sich also in Bezug auf die Altersveränderungen gerade, wie die cutis. Die eigene Bindegewebshülle unterscheidet den Querschnitt des Thränencanals leicht von dem der Drüsengänge, die ihn stellenweise umhüllen.

[1]) Der Umstand, dass der Thränencanal beim Abziehen der Haut bis auf sein nasales Ende, welches in der festen Masse leicht übersehen wird, zu der Haut, Drüsen und Knorpel um die Nasenöffnung herum verwachsen, in der Cutis bleibt, hat wohl Schuld daran, dass derselbe der grossen Zahl vortrefflicher Untersucher, die sich bisher mit dem Kopfe des Frosches beschäftigt haben, so viel ich sehe, total entgangen ist.

Es liegt nicht in meiner Absicht ein ausführliches kritisches Referat der Angaben der Autoren über unser Thema zu geben. Es würde dies allein einen doppelt so grossen Raum, als diese ganze Abhandlung füllt, beanspruchen. Ich schicke nur einige historische Bemerkungen nach, welche mir unerlässlich schienen. Der »geweihartig gestaltete Knorpelfortsatz« Ecker's, das alinasale Parker's, stellen mehr oder minder vollständig den schiefen Knorpelfortsatz dar, der von der Decke der Nasenhöhle zu dem Knorpel, welcher über der Kieferhöhle hinzieht, verläuft sammt diesem selbst und sammt der Platte, die sie zusammen in der Seitenwand der Nase bilden Fig. 3 *p* und *sch*. Die Complication der Nasenhöhle im vordern Theile ist den Autoren keineswegs entgangen; vergleiche Ecker l. c. pag. 33; am vollständigsten schildert diese Verhältnisse Parker l. c. pag. 177. 178; namentlich ist sein Durchschnitt Tafel X Fig. 3 sehr instructiv. Merkwürdig ist, dass Parker das intermaxillare regelmässig so zeichnet, als ob seine ganze Gesichtsplatte den vorderen Rand der knorpligen Nasenkapsel erreichte, während in Wirklichkeit nur die Nasenfortsätze soweit nach oben vorspringen.

Die Anlage des Ethmoidal-Theiles des Primordialkraniums von Rana besteht nach Parker bei Larven bis zu 1 Linien Länge aus 2 Knorpelstäben, die am vorderen Ende der chorda, ohne mit deren Auskleidungsmasse in Verbindung zu stehen, beginnen, um die Anlage der Pituitardrüse herum, seitlich unter dem Mittel- und Vorderhirne neben einander her laufen, um am vordern Ende des Kopfes etwas divergirend mit 2 nach aussen gewandten Fortsätzen zu enden. Es sind dies die seitlichen Schädelbalken Rathke's, trabeculae cranii, ihre vorderen nach aussen umgebogenen Enden heissen die Hörner der Trabekeln. Parker fasst diese beiden Knorpelstäbe als das erste Paar Visceralbogen auf und nennt sie gemäss ihrer Lage über, resp. vor der Mundhöhle die präoralen. Die Berechtigung dieser dem genannten Autor mit Huxley gemeinsamen Anschauung mag dahin gestellt bleiben. Es genügt zu constatiren, dass Gegenbaur dieselbe nicht theilt, sondern die seitlichen Schädelbalken Rathke's für die durch Aufnahme der Sinnesorgane eigenthümlich modificirten vordern Enden des wirbelhaltigen Theiles des Schädels ansieht. Weiter tritt noch der 2. Visceralbogen 1. Poststomale in Beziehung zum Ethmoidalskelet. Er heisst auch Mandibularbogen. Derselbe entspringt ebenfalls unabhängig von der Auskleidungsmasse der Chorda und unabhängig vom präoralen hinter diesem und läuft in

einem Bogen, dessen Sehne schief nach unten und aussen geht, nach unten. Vor den Trabekularhörnern liegt noch ein eigener halbmondförmiger Knorpel, der obere Lippenknorpel, Träger der Hornkiefer der Larve. Die beiden Enden des Halbmonds sind nach unten gerichtet, ziehen sich noch unter dem äussern Ende der Trabekularhörner als auf dem Durchschnitte dreieckige Knorpel hinweg und laufen nach hinten in lange, sich verschmälernde Fortsätze aus. Sie stehen mit den Trabekularhörnern in Gelenkverbindung. Die nächsten Veränderungen bestehen nach PARKER (3. Stadium 5 Linien Länge) in Verwachsungen der ursprünglich getrennten Knorpelstreifen. Die beiden ersten Visceralbogen verschmelzen mit ihren obern Enden, der präorale versteckt sich mehr unter das Gehirn. Eine zweite Knorpelbrücke zwischen beiden bildet sich vor dem Auge, PARKER's Pterygopalatinbalken oder, wie ich ihn nenne, der quere Gaumenbalken. In Folge dessen zerfällt der Spalt zwischen dem präoralen und dem poststomalen Bogen in einen hinter dieser Verbindung gelegenen Theil, den Subocularraum und einen vor derselben gelegenen, durch welche der inzwischen durchgebrochene Nasengang (1. Visceralspalte PARKER's) hindurchläuft. Zugleich gliedert sich der vorderste Theil des Mandibularbogens als MECKEL'scher Unterkieferknorpel von dem übrigen (dem Mandibularpfeiler) ab; dieser letztere theilt sich durch den Ansatz des Pterygopalatinbalkens in das Metapterygoid — oberhalb desselben — und das Quadratum — unterhalb desselben —. Die Pterygopalatinverbindung liegt unterhalb und nach innen vom Temporalmuskel; oberhalb und nach aussen von diesem hat der Mandibularpfeiler einen platten Knorpelfortsatz getrieben, den Orbitalfortsatz. Bald treten die beiden Schädelbalken, welche bisher getrennt von einander unter dem Gehirn hinliefen vor der Pituitargrube in eine breite Verbindung, den Gesichtsgaumenbalken PARKER's, der nach diesem Autor die gemeinsame Grundlage und Stütze für alle ethmoidalen Bildungen der höheren Typen abgibt. Bei Larven von einer Grösse von 1 Zoll und etwas darüber steigt von dieser queren Commissur der Ethmoidalwall zur vorderen Begrenzung der Schädelhöhle empor, während durch Auswachsen der obern Ränder der Trabekel die Seitenwände des Schädels und der Boden der Pituitargrube gebildet werden. Die Lippenknorpel haben jetzt ihre höchste Ausbildung erreicht, ebenso der Orbitalfortsatz; vergl. PARKER's Fig. 1—5 auf Tafel V und die zugehörige Schnittserie auf Tafel VI. — In diesem Stadium setzen meine eigenen Untersuchungen

ein. Ich muss zuerst die Abweichungen von PARKER's Darstellung, die mir auffielen, anführen. Einer zweiten neueren Darlegung der Ausbildung des Ethmoidalskelets der Anuren kann ich nur kurz gedenken; ich meine die von GÖTTE in seiner grossen Entwicklungsgeschichte der Unke Bombinator igneus, an verschiedenen Stellen gegebene. Es ist mir unmöglich, diesem Autor in seiner von den ihm eigenthümlichen allgemeinen Anschauungen durchaus beherrschten Darstellung hier näher zu folgen — es würde dies die Erklärung einer grossen Zahl eigens von GÖTTE construirter Bezeichnungen erfordern; ich kann nur hervorheben, dass die Beschreibung des Kopfskelets einer Larve, die mit der des PARKER'schen Stadiums 1 etwa gleichaltrig ist, mit der des brittischen Autors ziemlich übereinstimmt. Es fällt mir auf, dass im Texte und in den Abbildungen GÖTTE's jede Erwähnung der oberen Lippenknorpel als besonderer Theile fehlt, vergl. pag. 635—662 und Taf. 18, 19 und 21. Man erhält durchaus den Eindruck, als ob der Autor dieselben nicht von den vordern Enden der Trabekel und ihren Hörnern, welche er Zwischenkiefer- und Oberkieferknorpel nennt, geschieden hätte. Es bestärkt mich in dieser Annahme die eigenthümliche Gestalt, die GÖTTE seinen Oberkieferknorpeln Fig. 327 gegeben hat und der Umstand, dass er ausdrücklich erwähnt pag. 651, der vordere Rand seines Zwischenkieferknorpels trage die Hornzähne. Auch spricht der Autor selbst in der vergleichenden Abhandlung über den Kopf pag. 731: »von den embryonalen oberen Lippen- oder Schnauzenknorpeln oder den von mir sogenannte Oberkieferknorpeln«: er hält die ersteren also mit den Oberkieferknorpeln, die er selbst pag. 649 ganz ausdrücklich als directe Fortsetzungen seiner ersten Wirbelbogen beschreibt, für identisch. Die obern Lippenknorpel sind aber nach Angabe der Autoren allen Anurenlarven eigenthümliche, gesonderte Bildungen. Ich möchte sogar nach den GÖTTE'schen Zeichnungen vermuthen, dass Bombinator ebenso wie der nahe verwandte Pelobates, ein an das hintere Ende der Oberlippenknorpel rostralia DUGÈS angefügtes zweites Stück (adrostrale DUGÈS besitzt. — In PARKER's Fig. 3 Tafel V ist die Knorpelbrücke, die die beiden vom hintern Rande her durch einen tiefen Einschnitt getrennten Hälften des Oberlippenknorpels von Rana verbindet durchgeschnitten, ausserdem sind noch die festen Bindegewebszüge, welche die auseinandergespreizten vorderen Enden der Trabekel zusammenhalten, weggenommen, so dass diese sammt den ihnen aufsitzenden Hälften des Ober-

lippenknorpels weit auseinandergefahren sind. Dugès Fig. 70[1] ist viel natürlicher: Die Trabekeln gehen vorn in einem mässigen Grade auseinander und die beiden aneinanderliegenden Oberlippenknorpel schliessen die Basis der so entstehenden dreieckigen Spalte vorn ab. Bei Pelobates sind nämlich in der That 2 getrennte Oberlippenknorpel vorhanden, bei Rana sind sie in den von mir untersuchten Stadien, wie ich Parker gegenüber hervorheben muss, mit den vordersten Theilen der einander zugewandten Ränder zu einem Stücke verschmolzen.

Der Querschnitt eines Trabekels vor der Stammplatte Götte's (Parker's Ethmoidalwall) bildet bei Pelobates etwa ein Dreieck: eine Seite liegt der Mundschleimhaut parallel, die mediale Seite ist in ihrem oberen Theile etwas ausgebaucht, die laterale ziemlich gerade (vergl. Fig. 8 *T*). Die unteren inneren Ränder beider Trabekeln verbindet ein dünnes, aber straff gespanntes elastisches Ligament: es ist noch in der Gegend der Nase so breit wie ein Trabekel, vorn wird es breiter, nach hinten gegen die Verbindung der Trabekeln zu schmäler (vergl. Fig. 7 u. 8 *li*). Die obern Ränder werden durch einen lockeren spindelzellenhaltigen Bindegewebszug verbunden, der zur Mundhöhle convex ausgebogen ist (vergl. Fig. 7 u. 8 *lo*). Von dem äussern Rande des dreikantigen Trabekels zieht vor der Choane ein breites und ziemlich dickes, dabei straffes Band zum Mandibularpfeiler. Bemerkenswerth ist die höchst eigenthümliche Bildung des Ethmoidalcanals in diesem Stadium von Pelobates; dieselbe knüpft an bei Urodelen stationäre Formen an. Der vorderste Theil des Schädels, welcher das rhinencephalon enthält, ist jetzt nicht durch eine frontal gestellte Knorpelplatte verschlossen, die von den Olfactoriuscanälen durchbohrt ist, wie späterhin, sondern von dem Knorpelring aus, der die lobi olfactorii umschliesst (vergl. Fig. 5), setzt sich der Boden und das Dach weiter nach vorn fort, so dass zwischen diesen ein nach beiden Seiten freier, schlitzartiger Raum entsteht, der in directer Verlängerung der Schädelhöhle liegt; ausgefüllt ist dieser Raum durch embryonales Schleimgewebe. Zwischen den Rändern des Daches und des Bodens läuft der Riechnerv; aussen neben dem Dache der Gesichtsast des trigeminus. Der vordere Abschluss dieses Raumes ist unvollständig; er wird von zwei Pfeilern gebildet, die

[1] Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciers; Mémoires prés. à l'Academie royale des sciences. sc. math. et phys. Tome VI. Paris 1835.

an den Seiten Decke und Boden verbinden; zwischen ihnen bleibt ein mit Schleimgewebe gefülltes Fenster Fig. 5 *c*. Dieser ganze Ethmoidalraum ist in seinem hintersten Theile am weitesten. Um diese Pfeiler herum wendet sich der in mehrere Aeste zerfallende Riechnerv nach aussen, um zu dem hinteren Ende der Nasenhöhle, das lateralwärts neben den Pfeilern liegt, zu gelangen. Die Pfeiler sind Produkte der Trabekeln. Verfolgt man auf den Schnitten die Veränderungen der Trabekeln von vorn nach hinten, so bemerkt man, wie dieselben kurz vor dem hinteren Ende der Choanen mit ihren unteren Kanten verschmelzen, während aus den oberen sich zwei verschmälerte nach aussen umgewendete Knorpelstreifen erheben (vergl. auch Fig. 12 *T*), die sich gleich darauf mit ihren Innenrändern berühren und verschmelzen, während ihre Verbindung mit dem Reste des Trabekels aufhört. So entstehen die beiden Pfeiler, die oben und unten sich zu der Decke und dem Boden der Ethmoidalspalte vereinigen.

Die histologische Structur dieses ursprünglichsten knorpligen Schädels ist schon in den ersten Monumentalwerken der Histologie sehr eingehend besprochen und genau abgebildet worden. Ueberall findet man das »pflanzenzellenähnliche« oder »chordaähnliche« Aussehen dieses Knorpels betont und schon Schwann weiss, dass in den Kiemenknorpeln von Pelobates-Larven nur ganz dünne Spangen von Intercellularsubstanz (Zellmembranen) vorhanden sind, während dieselbe in dem Knorpel des eigentlichen Schädels reichlicher gefunden wird[1]. Hier will ich darüber noch Folgendes anführen. Der Knorpel des Schädels von Pelobates-Larven in diesem Stadium ist als ein sehr grosszelliger zu bezeichnen. Die abgerundet drei- oder viereckigen Knorpelkapseln liegen in den Trabekeln und ähnlichen grossen Stücken in Gruppen zu 2 bis 5 dicht aneinander geschlossen, welche durch breitere Streifen von Grundsubstanz von einander getrennt sind (vergl. Fig. 31, 32 *T*). In den Knorpeln des Kiemenkorbes und auch z. B. im adrostrale ist die Grundsubstanz auf ein ganz dünnes Leistenwerk zwischen den regelmässig polygo-

[1]) Vergl Th. Schwann, »mikroskop. Untersuchungen über die Uebereinstimmung etc.« Berlin 1839. pag. 17 ff. Tafel 1 Fig. 8 u. 9, Tafel 3 Fig. 1; vergl. Kölliker, mikroskop. Anatomie, 2 Band, 1. Hälfte, pag. 349; vergl. Vogt, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Solothurn 1842, pag. 105 ff. S. Stricker, Untersuchungen über die Entwicklung des Kopfes der Batrachier, Archiv für Anatomie und Physiologie gibt Tafel 1 Fig. 19 eine Abbildung des fraglichen Gewebes u. d. m.

nalen Knorpelhöhlen reducirt, in dem eigentlichen Schädel ist dieselbe reichlicher, die Knorpelhöhlen sind hier rundlich von Form und kleiner. Die Grundsubstanz färbt sich in diesem frühen Stadium nur bei sehr starker Tinction gleichmässig röthlich. Die Kerne der Knorpelzellen sind gross, das Protoplasma ist nach den von uns angewandten Reagentien zu einem dem Kerne anliegenden Klümpchen zusammengeschrumpft, von welchem meist einzelne Fäden zur Wand der Höhle hinüberlaufen. Zwischen den beiden Formen, der mit reichlicher und der mit minimaler Grundsubstanz, finden sich alle möglichen Uebergänge. In dem sonst gleichmässigen Gewebe ragen häufig einzelne Zellen an Grösse ganz besonders hervor (Fig. 30). Dieselben sind oft 20 Mal so gross, als ihre Nachbarn; ihre Kapsel ist sehr stark. In diesen, so viel ich weiss, noch nicht beschriebenen riesigen Knorpelhöhlen liegt auch ein ausnehmend grosser Kern, mitunter sogar mehrere. Bei älteren Larven finden sich diese grossen Knorpelzellen wo möglich noch zahlreicher. – In dem in Rede stehenden Stadium war der vorderste Theil des Hyoidstücks schon mit dem vordern Ende des Basaltheiles verschmolzen. An dieser Stelle bot der Knorpel ein sehr eigenthümliches Aussehen dar. Die Knorpelzellen hatten sich stark vermehrt, waren kleiner und dichter gedrängt und in Säulen senkrecht auf die Dicke des Stückes angeordnet; das Netzwerk der Intercellularsubstanz erschien äusserst stark lichtbrechend; es glänzte beim Heben des tubus hell auf. Nach den Seiten hin ins Hyoidstück hinein verlor sich allmälig diese Erscheinung. Offenbar hängt dieselbe mit der raschen Zellvermehrung bei der Verschmelzung der Stücke ab; denn an Stellen, wo man ebenfalls lebhafte Theilungsvorgänge beobachtet, wie z. B. bei Pelobates an der Anlagerungsstelle des Pterygopalatinbalkens an den Schädel) findet sich ähnliches.

Die Nasenhöhlen der Larven unseres Stadiums nehmen in sagittaler und in transversaler Richtung einen verhältnissmässig viel kleineren Raum ein, als späterhin: die provisorischen Hornkiefer mit ihrem Stütz- und Bewegungsapparate beschränken denselben von allen Seiten. Es erstrecken sich die Nasenhöhlen nur an der äussern Seite der hintern Hälfte von dem freien Theile der Trabekel hin; ihr Boden liegt höher, als die der Mundhöhle zugewandte Seite des Trabekels und ihre obere Seite ragt um ein geringes über den obern Rand desselben hinaus (vergl. auch Fig. 7). Im ganzen nehmen sie von vorn nach hinten langsam an Breite zu und ziehen sich am hinteren Ende rasch in allen Dimensionen zusammen; ihre innere

Wand steht von der Aussenseite der Trabekel ziemlich weit ab. Die oben vom erwachsenen Thiere beschriebenen, mit hohem Riechepithel bekleideten Ausbuchtungen der vordern Wand sind schon deutlich zu erkennen. Der seitliche Canal ist eine noch des Lumens entbehrende Epitheleinwachsung in der Scheidewand zwischen dem oberen und dem unteren Fig. 7*sm*. Als Verlängerung des unteren Blindsackes führt von da, wo die 3 Blindsäcke zusammenfliessen, ein schräg nach hinten und innen gerichteter weiter Canal in die Mundhöhle. Die Choane ist also in diesem Stadium kein einfaches Loch in der untern Wand der Nasenhöhle, sondern ein weiter Gang, wie es schon Görte richtig dargestellt hat. Dieser weite Gang repräsentirt den ganzen untern Theil der einfachen Nasenhöhle des erwachsenen Thieres, in seiner äussern Wand bemerkt man eine Ausbuchtung, die Andeutung der künftigen Kieferhöhle Fig. 7*k*. An Stelle der seitlichen Ausbuchtung des oberen Blindsackes, in welche, wie ich oben beschrieben, die apertura externa sich öffnet, führt von vorn aussen und oben von der Hautoberfläche aus ein weiter und langer Canal in denselben, so dass ersterer gewissermassen nur als seitlicher Anhang dieses erscheint. Ich nenne diesen Canal den Einführungsgang der Nasenhöhle (Fig. 8 *E*).

Von den Knorpeln der Nase findet sich noch keine Spur. Ihre Höhlen umgibt ein dichtes Spindelzellengewebe, dessen Elemente auf den Querschnitten meist dem Lumen der begrenzten Höhle parallel liegen. Die Zellenlage, welche die Decke überzieht, geht nach innen direct in das Querband über, das die oberen Ränder der Trabekeln verbindet.

Nur die untere Nasendrüse ist bisher entwickelt Fig. 7 u. 19*gni*, während von Seiten der äusseren Haut und der Mundschleimhaut noch jede Drüsenbildung fehlt. Die Stelle ihrer Mündung, welche zugleich den Ort bezeichnet, aus dem sie hervorgewachsen, befindet sich am innern Umfange des untern Blindsackes, da wo sich dieser in den einfachen Nasenraum öffnen will. Der Ausführungsgang löst sich bald in eine Anzahl Schläuche auf, die zu einem Packet vereinigt sind, das zwischen der innern Seite des erwähnten Nasenganges und der Aussenseite des Trabekels gelegen ist[1]).

[1]) Aus Wiedersheim's Darstellung »Kopfdrüsen etc.« pag. 26 u. 27 geht hervor, dass er die Drüse, welche »eine gegen die Medianebene gerichtete blindsackartige Ausstülpung des Riechsackes« umwickelt, für eine directe Fortsetzung der Glandula intermaxillaris hält, das ist trotz der innigen Verfilzung, die später bei Rana und Bombinator zwischen beiden stattfindet, nicht der

Eine Larve von Rana esculenta auf einer entsprechenden Entwicklungsstufe bietet folgende Besonderheiten dar: Das adrostrale fehlt, wie erwähnt, gänzlich. Die Durchschnittsfigur des freien Theils seines Trabekels ist nicht wie bei Pelobates ein Dreieck, sondern ein querliegendes, an der untern Seite etwas abgeplattetes Oval (Fig. 15 *T*. Das Ligament, das die obern Ränder der Trabekeln verbindet, ist von einem zum andern gerade hinübergezogen: wenn die Nasenhöhlen in die Schnitte treten, heben sie diesen vorher über die Trabekel weggespannten Zug festen Gewebes von diesen ab, so dass er von der Decke der einen Nasenhöhle in transversaler Richtung zu der der andern läuft (Fig. 15 *lo*. Während die spindel- und sternförmigen Zellen des Schleimgewebes, das zwischen den Trabekeln liegt, sammt den einzelnen Bindegewebs- und elastischen Fasern, welche schon gebildet sind, in zur Mundschleimhaut parallelen Schichten angeordnet sind, bemerkt man namentlich im hinteren Theile des Intertrabekularraumes einen verdichteten Zug, welcher von der Mitte des oberen Querbandes senkrecht herabzieht.

Fall; die beiden Drüsen sind genetisch verschieden und münden an verschiedenen Stellen aus. Die Glandula intermaxillaris entsteht vom Epithel der Mundhöhle aus und zwar viel später als die untere Nasendrüse, die von der Nasenschleimhaut selbst stammt. PARKER kennt die beiden Blindsäcke, die ich oben beschrieben habe. Er sagt von seiner Fig. 2 Tafel 6: »This section is still in front of the trabecular missure and legs open a reduplication of the nasal sac.« GÖTTE schildert l. c. pag. 654 den unteren Blindsack, wie schon WIEDERSHEIM »Kopfdrüsen« pag. 24 citirt, folgendermassen: »Aus ihrer« — der weiteren oberen Abtheilung des Geruchsackes — »vorderen unter der äusseren Oeffnung gelegenen Bucht geht abwärts und einwärts ein kleiner Blindsack ab, welcher von oben durch ein horizontal aus der Wand hervorgewachsenes Blättchen bedeckt wird, abwärts sich aber mit einer Drüse verbindet, welche vom Mundepithel aus sich zwischen die beiden Zwischenkieferschenkel entwickelt Kieferdrüse LEYDIG). Es dürfte daher jene Ausstülpung der Nasenhöhle einem JACOBSOHN'schen Organe, welches mit beiden Haupthöhlen des Gesichts in Verbindung steht, verglichen werden.« So richtig die Schilderung des unteren Blindsackes ist, so unmöglich ist die Deutung. Das JACOBSOHN'sche Organ der höheren Wirbelthierklassen ist »ein am Boden der Nasenhöhle meist im Anschluss an das Septum nasale liegender, im Gaumen mit der Mundhöhle communicirender, aber gegen die Nasenhöhle abgeschlossener Canal, dessen Wandung an einem mannigfach gestalteten Vorsprunge die Endigungen einiger Olfactoriuszweige trägt«. (GEGENBAUR's Grundriss pag. 580 u. 583.) Der fragliche Blindsack steht aber nach GÖTTE selbst mit der Nasenhöhle in offener Communication, mit der Mundhöhle in Wirklichkeit aber in gar keiner; denn die Drüsenschläuche, welche in diese ausmünden, sind genetisch verschieden und immer von denen getrennt, die in den untern Blindsack führen.«

Die Verhältnisse an der Commissur der Trabekel weichen von den bei Pelobates beschriebenen bedeutend ab. Kommt man auf den Schnitten dem hinteren Ende der Nasenhöhlen nahe, so sieht man, wie sich die Trabekeln einander nähern und bald mit ihren Innenseiten zu einer queren Knorpelplatte verschmelzen. Aus dieser erhebt sich dann in den nächsten Schnitten in der Mitte ein Grat, der bald bis zu dem oberen Querbande emporsteigt und so eine Art septum noch zwischen den hinteren Enden beider Nasenhöhlen bildet. Während gleich darauf die Basalplatte seitlich sich in die Pterygopalatinbalken verlängert, wird der mittlere Theil dieses septums schmäler und der obere breiter, endlich löst sich der letztere ab und bildet die Decke des kurzen Ethmoidalschlitzes, an dessen beiden Rändern wie bei Pelobates der Riechnerv läuft. Doch ist dieser Schlitz nicht wie dort an den Seiten vollständig frei, sondern noch vor dem Ende der Choane wächst aus dem innern Theile des Pterygopalatinbalkens ein gekrümmter dünner Knorpelstreifen hervor, welcher von aussen den ramus primus quinti umgibt und sich mit dem Dache des Ethmoidalschlitzes in Verbindung setzt (vergl. Fig. 18). Der Ethmoidalschlitz geht nach hinten direct in die Schädelhöhle über und seine Wände in den Knorpelring, der das rhinencephalon umgibt[1]. Das Gewebe der eben geschilderten Skelettheile ist den bei Pelobates ganz ähnlich, nur vermisse ich durchaus die bei diesem eingestreuten ausnehmend grossen Knorpelzellen.

Die Lage der Nasenhöhlen ist bei Rana von vornherein eine ganz andere, als bei Pelobates. Sie liegen nicht unter den Trabekeln, wie bei der Knoblauchkröte, sondern über denselben (vergl. Fig. 15 mit Fig. 7). Es ist begreiflich, dass durch diesen Umstand ein total anderer Entwicklungsgang der Wandungen der Nasenhöhle bedingt

[1]) Parker beschreibt l. c. pag. 153 für sein 4. Stadium einen unmittelbar über dem Pterygopalatinbalken vor der Commissur der Trabekel gerade aufsteigenden queren Ethmoidalwall und verweist dabei auf seine Fig. 1 Tafel V, eine Seitenansicht und Fig. 2, einen Medianschnitt des Schädels. Beide Zeichnungen sind gewiss richtig, sie beziehen sich aber augenscheinlich auf ein etwas späteres Stadium, als das, was der obigen Schilderung zu Grunde liegt. Später wächst der mittlere Pfeiler, der jetzt eine unvollkommene vordere Wand des Ethmoidalschlitzes bildet, zu einem septum aus, das sich durch die ganze Länge desselben erstreckt; die Nasenhöhlen füllen dann den Raum des Ethmoidalschlitzes aus und man kann, wenn sich das septum mehr verbreitert hat und die den Trigeminusast umgebenden Knorpelstreifen verdickt sind, während die Seitenwand des Schädels sich zwischen den Olfactorius- und den Trigeminusast nach vorn verlängert hat, ganz gut von einer quergestellten Platte reden, die den Schädel nach vorn abschliesst.

wird. Um es noch einmal zu wiederholen: Bei Pelobates stellen in diesem frühen Stadium die Trabekeln mit dem Intertrabekularraume das septum zwischen beiden Nasenhöhlen dar; bei Rana esculenta liegen die Trabekeln am Boden der Nasenhöhlen und zwischen diesen liegt nur Schleimgewebe. Nach oben ist dasselbe von dem Querbande begrenzt, von welchem im hinteren Theile ein festerer Gewebszug herabsteigt, der sich nach hinten direct an den Knorpelpfeiler am vordern Ende des Ethmoidalschlitzes ansetzt. In Bezug auf die Gestalt der Nasenhöhlen ist nicht viel von Pelobates abweichendes zu bemerken: Der obere und untere Blindsack setzen sich an der innern Wand der einfachen Nasenhöhle in 2 Rinnen fort, die mit hohem Riechepithel ausgekleidet sind. Die untere Nasendrüse zeigt schon, wie bei der erwachsenen Rana, die Tendenz sich reichlicher um das hintere Ende des unteren Blindsackes zu entwickeln, als nach vorn hin daher fehlt sie Fig. 15 u. 16). Die Wandungen der Nasenhöhlen sind noch durchaus häutig.

In den nächstfolgenden Stadien erfolgt die Ausbildung des knorpligen Nasenskeletes, bald darauf auch die Bildung der ersten Hautknochen und die Einsenkung und Abschnürung des Epithelstreifens zur Bildung des Thränennasencanals. Ich werde diese Vorgänge zusammen bis zu der Stufe beschreiben, bei welcher die ersten Resorptionsvorgänge einsetzen. Dies geschieht bei Larven, deren Hinterfüsse $^2/_3$ bis $^3/_4$ so gross sind, als zu der Zeit, wo die Vorderfüsse befreit werden. An den primordialen Theilen des ethmoidalen Schädels vollziehen sich während dieser Periode bei Pelobates nur wenig Umänderungen. Der Querschnitt der Trabekel zeigt bei dieser Anure, dass dieselben noch gewachsen sind: er erscheint jetzt in Form eines rechtwinkligen Dreiecks: der rechte Winkel liegt in der untern innern Ecke (vergl. Fig. 8 *T*). Das mittlere Fenster in der Vorderwand des Ethmoidalschlitzes (Fig. 5 *c*) hat sich knorplig geschlossen: die Trabekeln erscheinen einander bedeutend genähert (vergl. Fig. 7 mit 8), das quere Band, das ihre untern Ränder verbindet, gelockert und ihre Commissur zwischen den hintern Enden der Nasenhöhlen bedeutend ausgedehnter als zuvor. Die Vergrösserung des Trabekelquerschnittes beruht auf einer Vermehrung der Knorpelkapseln, welche dabei etwas kleiner werden und der Intercellularsubstanz. Sonst ist ihre histologische Structur unverändert.

Zu dem primordialen Ethmoidalskelete gesellen sich zuerst bei

Larven, deren Hinterbeine etwa $^1/_2$ ihrer späteren Länge erreicht haben, die secundären Verknorpelungen in der Umgebung der Nasenhöhlen hinzu. Dieselben treten bei Pelobates durchaus selbständig, ohne irgend welchen Zusammenhang mit den Trabekeln oder von diesen abgeleiteten Theilen auf; sie bilden sich nicht einmal im continuirlichen Zusammenhange untereinander, sondern gleichzeitig aber getrennt an bestimmten, gleich näher zu bezeichnenden Stellen (vergl. Fig. 8 u. 4). Der Knorpel differenzirt sich aus dem dichtkernigen, pigmentreichen Spindelzellengewebe, welches bisher allein die Nasenhöhlen und ihre Ausbuchtungen umgab. Ueber die histologischen Details bei der ersten Ausbildung des Hyalinknorpels kann ich nichts besonderes angeben, da die Methode, die ich anwandte, der Conservirung so zarter Structurverhältnisse nicht günstig war; merklich wurden die verknorpelten Stellen daran, dass die Zellen durch eine mässige Quantität einer, das Licht etwas stärker als das umgebende Schleimgewebe brechenden hyalinen Grundsubstanz auseinandergedrängt und zugleich in Kapseln abgetheilt erschien; alsbald zeigten sich auf dem Querschnitte eines solchen Theiles die benachbarten Spindelzellen concentrisch um denselben zur Bildung eines Perichondriums angeordnet. Aber auch später noch, wenn das secundäre Knorpelskelet der Nase zur vollen Ausbildung gelangt ist, unterscheidet es sich bei Pelobates gewebhch scharf von den Trabekeln und den davon abgeleiteten Theilen; seine Knorpelkapseln sind kleiner, von den Zellen vollständig ausgefüllt und unregelmässig, aber dicht aneinander gelagert, so dass die Grundsubstanz, welche nie so stark lichtbrechend wie die in den Trabekeln wird, nur ein engmaschiges Netzwerk zwischen den Knorpelhöhlen bildet. Dieses Knorpelgewebe macht durchaus den Eindruck eines jungen saftreichen gegenüber dem festeren der Trabekulartheile. Am längsten bleibt die Verknorpelung der vordern fehlt noch der vordern Wand des untern Blindsackes in Fig. 4 und hintern Wand der Nasenhöhlen aus, am frühesten tritt dieselbe meiner Erfahrung nach an folgenden Stellen auf: Es bildet sich nach aussen neben dem obern Rande des Trabekels ein Knorpelstreifen, der über die obere Wand des oberen Blindsackes und der ungetheilten Nasenhöhle hin bis weit nach hinten zieht. Er erscheint auf dem Querschnitte rundlich, verschmälert sich nach aussen hin sehr rasch und verliert sich unmerklich in das Spindelzellengewebe, so dass er anfänglich nur den innern Rand der Decke der Nasenhöhlen über-

lagert Fig. 7*d*: sehr früh erscheint auch ein ringförmiger Knorpelstreifen um die Einmündung des Einführungsganges in den oberen Blindsack, es ist die Anlage des Nasenflügelknorpels: ein dritter entwickelt sich in der horizontalen Scheidewand zwischen dem oberen und unteren Blindsacke: endlich kommt noch ein vierter Knorpel etwas über der untern äussern Ecke des Trabekels am Boden der Nasenhöhle zum Vorschein, der nicht ganz bis zu ihrem vordern Ende, nach hinten aber bis in die Choane reicht Fig. 7*b*. Die aufgeführten Anlagen wachsen rasch aus, verschmelzen theilweise unter einander und bilden am Ende ein complicirtes Knorpelgerüst, das dem des erwachsenen entspricht, abgesehen davon, dass das septum fehlt und nur durch den Trabekel ersetzt wird Fig. 4, nur dass hier schon eine geringe Aufrichtung der Decke stattgefunden hat. Das jederseitige Knorpelgerüst legt sich nach innen an die Aussenseite des zugehörigen Trabekels an, ohne mit diesem in continuirlicher gewebelicher Verbindung zu stehen. Die Bildung des septums erfolgt erst in Stadien, die schon Resorptionserscheinungen aufweisen und wird daher später abgehandelt werden.

Von den Deckknochen der Nase bildet sich am frühsten der obere Theil des Nasalfortsatzes des intermaxillare; derselbe tritt mit dem unter ihm liegenden Fortsatze, den der Nasenflügelknorpel nach vorn aussendet, gleichzeitig und in demselben Stratum verdichteten Zellgewebes auf (Fig. 12). Er deckt denselben von oben und etwas von innen her[1]). Später — nach vollendeter Abschnürung des Thränencanals — tritt das Lacrimale auf. Es zeigen sich zuerst feine Knochensplitter um die einer knorpligen Stütze entbehrende äussere Seite des seitlichen Blindsacks (Fig. 8*f*). Von da aus verbreiten sich die Knochensplitter und nehmen allmälig die Form des definitiven Knochens an.

Bei Rana esculenta treten erst nach völliger Entwicklung der hinteren Extremitäten Resorptionsvorgänge auf; bis zu diesem Termine erreichen die Knorpel der Nase eine bedeutend höhere Aus-

[1]) Götte ist durch diese nahen Beziehungen des Intermaxillare zu dem darunterliegenden Fortsatze des Nasenflügelknorpels vergl. l. c. pag. 659 zu der Behauptung verleitet worden, dass sich der aufsteigende Ast dieses Knochens aus dem Knorpel bildet; dies muss ich auf das bestimmteste in Abrede stellen. Der Knochen entwickelt sich auf und mit dem Knorpel, aber nicht aus demselben, wie dies bei der echten endochondralen Verknöcherung geschieht. Von einem genetischen Zusammenhange des Intermaxillare mit Götte's Zwischenkieferknorpel, unseren Trabekeln, wie ihn dieser Autor will, ist aber meiner Erfahrung nach gar nichts zu finden.

bildung als bei der Knoblauchkröte. Wie ich schon angeführt habe, liegen bei dem Frosche die Trabekeln von vornherein unter den Nasenhöhlen. Dieser Umstand bedingt eine viel zeitigere und sehr abweichende Bildung des septums und zwar aus Theilen, die genetisch in directem Zusammenhange mit den Trabekeln stehen. Der schon im vorigen Stadium im Gegensatz zu Pelobates mit seitlichen Wänden und einem mittleren Pfeiler als Abschluss versehene Ethmoidalcanal wandelt sich rasch um. Der mittlere Pfeiler wird bedeutend stärker und durchwächst den Raum nach hinten in seiner ganzen Länge; ebenso verdicken sich die Knorpelspangen um den Nasalast des trigeminus. In directem Zusammenhange mit dem septum des Ethmoidalcanals bildet sich dann ein knorpliges septum zwischen die beiden Nasenhöhlen hinein Fig. 15*s*. die Knorpelbildung folgt dem Zuge festeren Gewebes, der, wie ich oben angegeben, von der Mitte des Querbandes, welches die Decken der beiden Nasenhöhlen verbindet, herabsteigt; in demselben kann man von vorn nach hinten alle Uebergänge in der Differenzirung des Knorpels nachweisen. Gleichzeitig mit seiner Verknorpelung verlängert sich dies senkrechte Band bis in den Zwischenraum zwischen den vorderen Enden der Nasenhöhlen hinein. Unabhängig davon bilden sich um die vorderen Ausbuchtungen der Nasenhöhlen Knorpelstreifen aus, welche für den oberen Blindsack eine innere Wand und eine Decke constituiren und sich zwischen die Blindsäcke hinein erstrecken ganz in der Weise, wie es vom erwachsenen Thiere her bekannt ist (Fig. 15*d*). Das perichondrium dieses neu gebildeten knorpligen Daches setzt sich direct in das quere obere Band fort, welches nach hinten ebenso allmälig in das perichondrium der vom Ethmoidalseptum aus gebildeten Nasenscheidewand übergeht; — wenn also vorläufig auch kein continuirlicher Zusammenhang zwischen beiden Verknorpelungen besteht, so ist doch schon die Grundlage derselben eine continuirliche. Auffällig ist Pelobates gegenüber, dass der knorplige Boden der Nasenhöhle, der bei diesem eine der ersten Bildungen war, hier viel später auftritt (vergl. Fig. 7 mit 15); augenscheinlich vertritt der unter der Nasenhöhle gelegene Trabekel eine Zeit lang die Stelle desselben. Weiter hebe ich noch hervor, dass bei Rana der obere Blindsack von vorn herein eine besondere knorplige Innenwand besitzt, die Pelobates in dem beschriebenen Stadium noch fehlt. Das septum verknorpelt bald dem senkrechten Bandstreifen entlang bis zum vorderen Ende der Nasenhöhlen und verlängert sich zugleich an seinem obern Rande

in horizontaler Richtung in das obere Querband hinein, so dass es auf dem Durchschnitte eine T förmige Figur bildet. Die beiden Enden des Querbalkens des T berühren sich bald mit der von vorn nach hinten weiter wachsenden knorpligen innern Wand des oberen Blindsackes und verschmelzen mit ihr. Doch bleibt zwischen der convexen Seite der Innenwand und dem neu gebildeten septum ein ansehnlicher, vorläufig noch mit Schleimgewebe ausgefüllter Raum, der erst allmälig durch das weitere Wachsthum und die fortschreitende Verschmelzung beider Knorpeltheile verkleinert wird (Fig. 16'. Hinten ist die Verbindung der Umbeugungsstelle der innern Wand des oberen Blindsackes in die Decke mit dem septum am innigsten, so dass selbst die Stellung der Knorpelzellen beide Theile nicht mehr unterscheiden lässt, wie dies weiter vorn noch lange möglich ist. Gleichzeitig wächst die Decke des Ethmoidalraums nach vorn aus und verschmilzt ohne Grenze mit der eigenen knorpligen Decke der Nase. Das septum bildet nun an seinem untern Rande bis zur vordern Grenze der Choane 2 divergirende Knorpelplatten, mittelst welcher es sich auf die obere Fläche der Trabekeln stützt und so in dieser Gegend die Verbindung mit dem Boden der Nasenhöhle herstellt. Nach vorn zu erreicht das septum die Trabekeln noch nicht Fig. 15 Zwischenraum zwischen *s* und *T*. Der Boden der Nase hat inzwischen eine weitere Verbreiterung seiner knorpligen Stützen dadurch gefunden, dass sich ebenso, wie bei Pelobates nur wie erwähnt viel später, ein Knorpelstreif längs dem Aussenrande der obern Fläche des Trabekels differenzirt, ohne aber mit diesem zuerst continuirlich zusammenzuhängen. Ausser dem vorderen Fortsatze des Nasenflügelknorpels, der sich aus den oberen Zügen des in kleinzelliges Bildungsgewebe umgewandelten Perichondriums der oberen Fläche des Trabekels vor den Nasenhöhlen differenzirt und bei seiner weiteren Ausbildung und Verdickung dies perichondrium mit sich von der obern Seite der Trabekeln abhebt, entwickelt sich jetzt vor ihm in dem perichondrium dicht auf der Trabekeloberfläche ein feiner, junger Knorpelbelag, der in directer Verlängerung des oben erwähnten neu gebildeten knorpligen Bodens der Nase liegt, aber jetzt noch nicht mit diesem zusammenhängt. Alle diese neu gebildeten Knorpel zeigen dieselbe histologische Structur, wie die von Pelobates und es ist dabei besonders zu bemerken, dass kein Gegensatz zwischen denen existirt, welche in directem Zusammenhange mit Trabekulartheilen und denen, welche ursprünglich ganz unabhängig von solchen entstanden waren. Im hinteren Theile des

septums ändert sich die Beschaffenheit des Knorpels ganz allmälig in der Weise um, dass er die characteristischen Eigenthümlichkeiten des Trabekularknorpels annimmt: zum deutlichen Beweise, dass es sich bei der histologischen Verschiedenheit dieses und des sich in der Umgebung der Nasenhöhlen neu bildenden Knorpels nicht um wesentliche, sondern mehr um Altersdifferenzen handelt.

Die Deckknochen entstehen in derselben Reihenfolge wie bei Pelobates; zuerst der Nasalast des intermaxillare, dann das lacrimale; bei Rana jetzt auch schon das maxillare. Letzteres hat eine sehr eigenthümliche Bildungsweise. Aus dem vordern Rande des äussern Theiles der queren Gaumenplatte wächst ein nach vorn sich zuspitzender Knorpelfortsatz heraus, der neben der Kieferausbuchtung hinläuft. Gleichzeitig mit dem Knorpel, der einen rundlichen Querschnitt besitzt, bildet sich an seiner äussern obern Seite ein feiner Knochenstreifen, der parallel der äussern Wand der Kieferhöhle läuft, ohne aber vorläufig derselben anzuliegen (Fig. 16 bei *m*). Der Fortsatz wird zu dem für den erwachsenen Frosch beschriebenen Knorpelstreifen im maxillare, der Knochen zur Gesichtsplatte des Oberkieferbeins.

Die Veränderungen der Nasenhöhlen selbst sind mehr quantitative, sie dehnen sich nach allen Seiten aus, namentlich aber die Blindsäcke nach vorn; damit hängt zusammen, dass der im vorigen Stadium weite und lange Einführungsgang immer mehr in die äussere Seite des oberen Blindsackes eingezogen wird. Der seitliche Blindsack, der bisher eine einfache Epitheleinwachsung war, bekömmt ein Lumen und verlängert sich bedeutend. Er tritt an seinem hinteren Ende in gleich näher zu erörternder Weise in Beziehung zu dem Thränencanale.

In derselben Periode treten die ersten Andeutungen der bekannten Hautdrüsen der Anuren auf, während von der glandula intermaxillaris noch keine Spur zu sehen ist. Aber noch vor der Einsenkung der Epithelzapfen zur Bildung der Hautdrüsen beginnt die Einwachsung des Thränencanales. Die Erscheinungen, die dieselbe dem blossen Auge bemerklich machen, sind an der pigmentreichen Haut der grossen Larven von Pelobates viel deutlicher wahrzunehmen, als an der pigmentarmen des Wasserfrosches. Ich halte mich daher im Folgenden vorzüglich an die Knoblauchkröte. An Larven, deren Hinterbeine mindestens $^1/_2$ so lang sind, als zur Zeit der Befreiung der vordern Extremitäten, bemerkt man, am besten an Exemplaren, deren Oberhaut durch Pikrinsäure oder Alkohol getrübt ist, einen Streifen (vergl. Fig. 24), der von der äusseren Seite des Nasenloches in einem ventralwärts leicht convexen Bogen zum innern Augen-

winkel läuft, in dessen Nähe er unscheinbar wird[1]). Der Streifen liegt zwischen dem Oberaugen- und Oberkieferzug der Organe des sechsten Sinnes. Er ist bei jüngeren Thieren nach Einwirkung von Pikrinsäure durch seine rein gelbe Farbe von der dunkel schattirten Haut ausgezeichnet. Bei älteren Larven kennzeichnet ihn noch augenfälliger ein schwarzer Pigmentstrich, der von gelblichen Rändern eingerahmt ist. Während der Metamorphose wird mit der stärkern Ausbildung der Hornschicht der Oberhaut der Streifen undeutlich und ist bei der jungen Knoblauchkröte gar nicht mehr wahrzunehmen. Mitunter erschien mir der Nasentheil, seltener der Augentheil des Streifens zur Furche vertieft. Bringt man die abgezogene Haut des Kopfes mit der Aussenfläche nach oben unter die Loupe oder unter eine schwache Mikroskopvergrösserung (Fig. 23), so sieht man dieselbe auf dunklem Grunde mit verwaschenen hellen mäandrischen Flecken gezeichnet, ausserdem über das ganze Gesichtsfeld zerstreut die kleinen, aber scharf gezeichneten, verzweigten Figuren, welche die oberflächlichen Pigmentzellen darstellen. An der fraglichen Stelle zwischen Auge und Nase schimmert bei frühen Stadien ein heller Strich (gelblich nach Pikrinsäure) aus der Tiefe durch, bei älteren sammeln sich seiner Länge nach die sonst unregelmässig verstreuten Pigmentzellen, indem sie zugleich aus der Stern- in die Spindelform übergehen in dichter Reihe nebeneinander, wodurch für das blosse Auge der Eindruck eines schwarzen Striches hervorgebracht wird. Auf der Höhe des Phänomens legen sich auch die Pigmentzellen der Nachbarschaft in schiefen Reihen an den Streifen an, gewissermassen als ob diese Stelle eine Anziehung auf dieselben ausübte. Constanter noch als diese Erscheinungen an der äussern Oberfläche der Haut sind die Veränderungen an ihrer Innenseite. Man sieht auf klein marmorirtem Grunde, über den das zierliche Astwerk der subcutanen Gefässe hinwegzieht, von der Aussenseite des beim Abpräpariren der Haut meist mitgenommenen Einführungsganges herab einen gelben Strich zum Auge hinlaufen, der auch bei älteren Thieren dasselbe nicht erreicht, sondern in geringer Entfernung davon unsichtbar wird. Auf Schnitten liess sich die Bildungsweise des Thränencanales leichter an den kleineren Larven von Rana esculenta untersuchen, die ihre Epithelien gerade auch besser conservirt hatten, als an denen von Pelobates. Zuerst bemerkt man

[1]) In der vorläufigen Mittheilung ist an der entsprechenden Stelle »ventralwärts convex« statt, wie es dort stehen geblieben ist, »ventralwärts concav« zu lesen.

an der Apertura narium externa, durch einen etwas erhöhten Rand von ihr getrennt, eine Einwachsung des Epithels in die Cutis, die man von da noch eine Strecke weit nach hinten verfolgen kann; dann flacht sie sich ab und wird allmälig unmerklich. Ein directer Uebergang des eingewachsenen Epithelstreifens in das Epithel des Nasenloches ist auf den Schnitten, wie leicht begreiflich, kaum nachweisbar, lässt sich aber mit genügender Sicherheit aus den späteren Bildern folgern. In der Regel fällt die erste Bildung des Thränencanals bei Rana mit dem Auftreten der ersten Verknorpelungen in der Umgebung der Riechsäcke zusammen, doch kommen sehr erhebliche individuelle Schwankungen nach oben und unten vor. Ein weiterer Fortschritt besteht darin, dass der eingewachsene Epithelstreif sich nach dem Auge hin verlängert, sich gleichzeitig mit seinem vorderen Ende von der Epidermis abschnürt und in die Tiefe wandert. Dabei bleibt er immer in Zusammenhang mit dem Epithel des Naseneinführungsganges. Je nach der Stufe, die der Process erreicht hat, findet man auf den Schnitten einen schief von der Aussenseite des Einführungscanales oder der Ausbuchtung des oberen Blindsackes, zu welcher dieser sich umgestaltet, bald höher bald tiefer abgehenden Epithelstreifen (Fig. 19 *Th*), der in einem nach vorn und aussen convexen Bogen rückwärts bis unter die Epidermis aufsteigt, sich an die untere Seite derselben anlegt und endlich in der Nähe des Auges zu zwei divergirenden Epitheleinwachsungen umgewandelt wird. Das nasale Ende senkt sich so tief herab, bis es an die Einmündungsstelle des seitlichen Blindsacks in die Ausbuchtung des oberen gelangt, so dass es fortan von der äussern Wand des seitlichen Canales abzugehen scheint (Fig. 17 *Th*). Bald schnürt sich die Einwachsung ihrer ganzen Länge nach von der Epidermis ab und es wird in ihr ein Lumen deutlich. Zu derselben Zeit differenzirt sich um das nasale Ende des Canals das characteristische Hartgebilde, das ich bei der Schilderung der Verhältnisse des ausgewachsenen Thieres ausführlich beschrieben habe, das lacrimale: es liegt die Vermuthung nahe, dass dadurch zugleich eine weitere Einsenkung des Canals verhindert wird. Die feinern Verhältnisse bei der Einwachsung und Abschnürung des Thränencanals stellen sich folgendermassen dar: Die erste noch sehr wenig tiefe und breite Einsenkung des Epithels in der Nähe der Nasenöffnung ist von einer Auflösung des bekannten horizontal stratificirten Cutisgewebes unter derselben in ein kernreiches Keimgewebe begleitet. Doch bald nimmt die Cutis um die Einwachsung

herum wieder ein festeres Gefüge an und erscheint nun als eine breite Schlinge, die um dieselbe herumgelegt ist und in welche die Bindegewebsfasern der anstossenden Cutislagen divergirend ausstrahlen (vergl. dazu Fig. 28). Dicht unter dem Epithel bildet sich ein dichtes Netzwerk von breiten, glänzenden, durch das Karmin hochroth gefärbten Fasern. Diese eigenthümliche Veränderung der umliegenden Cutis unterscheidet die Anlage des Thränencanals leicht von jeder einwachsenden Hautdrüse. In der ganzen Strecke, in der die Einsenkung des Epithelstreifens statt fand, bleibt noch lange nach der Abschnürung desselben eine Störung in dem Verlaufe der horizontalen Cutisfaserlagen zurück (Fig. 27 bei *st*). Bei Pelobates fand ich nichts von dem beschriebenen derbsehnigen Gewebe um die hier viel breitere Epitheleinsenkung: dieselbe war nur von einer breiten Schlinge etwas aufgelockerten, in seiner Faserrichtung senkrecht auf die Länge des zukünftigen Canals gestellten Bindegewebes umzogen. Die Art und Weise, in der die epitheliale Einsenkung und Abschnürung und später die Bildung des Lumens stattfindet, versinnbildlicht Fig. 28. Man sieht, dass es die untersten Zellenlagen der Oberhaut sind, welche in Wucherung gerathen, während die auf dem Durchschnitte viereckigen Zellen der obersten Lage, die den cuticularen Saum tragen, unverändert darüber hinlaufen. Die neugebildeten Zellen sind im Anfange dicht an einander gedrängt, undeutlich von einander abgegrenzt, klein und körnig; in der Mitte der Einwachsung bemerkt man eine kernfreie, hellere Stelle, das künftige Lumen. Nach der Abschnürung stellen sich die Zellen senkrecht auf die Peripherie und umgrenzen einen deutlichen Hohlraum. Ich finde meist eine Lage cylindrischer (Flimmer-)Zellen, an deren peripherischen Enden noch eine Schicht Kerne gelagert ist (Fig. 26 *Th*).

Die Veränderungen der Trabekel in den Stadien bis zur Vollendung der Metamorphose sind zwar sehr erhebliche, aber ich kann dieselben erst nach der Abhandlung der für sie massgebenden Umbildungen der Nasenhöhlen und Nasenknorpel besprechen. Nur eines will ich in Bezug auf Pelobates vorausschicken. Die Trabekel sind bei einem Thiere, das eben im Begriff ist, seine vordern Extremitäten herauszunehmen, einander sehr bedeutend und zwar passiv genähert. Man erkennt dies daran, dass das Querband, welches ihre untern Ränder früher straff und gerade gespannt verband, jetzt locker und in Falten gelegt erscheint (Fig. 9 *li*).

Die Nasenhöhlen und die sie umgebenden Knorpel gewinnen nun bei Pelobates rasch in allen Dimensionen, aber ganz vorzüglich in Breite

und Höhe an Ausdehnung. Es geschieht dieses Wachsthum vorn mit grösserer Intensität als weiter rückwärts: daher sind die demnächst zu beschreibenden Phänomene am deutlichsten an den Blindsäcken, am undeutlichsten im hintern Abschnitte der Choane ausgeprägt. Die erwähnte passive Annäherung der Trabekel aneinander wird durch das starke Wachsthum der Nasenhöhlen in die Breite veranlasst, welches aber nicht nur nach innen wirkt, sondern auch nach aussen und zwar in folgender Weise: Der neugebildete Boden der Nasenhöhle hatte sich schon in den vorigen Stadien mit der Aussenseite des Trabekels theilweise knorplig verbunden Fig. 8 u. 9 *T* mit b_1. Diese Verbindung wird jetzt noch breiter und inniger, obgleich die histologische Differenz, namentlich die verschiedene Färbung und das verschiedene Lichtbrechungsvermögen der Grundsubstanz, die abweichende Grösse und Anordnung der Zellen, zwischen beiden unter dem Mikroskope noch lange eine scharfe Grenze erkennen lässt. Diese Verbindung des neugebildeten knorpligen Bodens, der jetzt bis gegen das Ende der Choane hinreicht, mit der Aussenseite des Trabekels gibt der wachsenden Nasenhöhle eine feste Unterlage. Dadurch, dass diese Unterlage durch Wachsthum des neugebildeten knorpligen Bodens in genau transversaler Richtung verbreitert wird, hebt sich der ursprünglich etwas gesenkte äussere Theil des unteren Nasenganges und der früherhin von dem hinteren Ende dieses nach hinten, innen und unten ziehende Ausführungsgang wird mehr wagrecht gestellt, während sich die Ausbuchtung seiner äusseren Wand vergrössert und sich zur Kieferhöhle umgestaltet. Zugleich wird dabei unter Mitwirkung der unverkennbaren Höhenzunahme des unteren Blindsackes und der Vergrösserung der ihn an der Innenseite begleitenden Drüsen, die ursprünglich einen sehr schiefen Winkel mit der Aussenseite des Trabekels bildende Scheidewand zwischen dem oberen und dem unteren Blindsacke im ganzen gehoben und der Winkel zwischen ihr und der Aussenfläche des Trabekels vergrössert (vergl. Fig. 7, 8, 9 u. 10). Späterhin werden die durch die Resorption verkleinerten und im ganzen vordern Theile der Nase wieder vom knorpligen Boden abgelösten Trabekel rasch ganz nach unten verdrängt. Bei weiterem Wachsthum schieben sich die Nasenhöhlen nicht blos nach oben über die Trabekel hinweg, sondern auch nach vorn über dieselben hinaus. In einem gewissen Stadium empfängt man daher den Eindruck, als ob der Trabekularrest in einem Bogen von unten erst an das septum heran und dann allmälig in dasselbe eintrete, um im hinteren Theile

der Choane die knorplige Scheidewand allein zu repräsentiren. Für Rana habe ich schon eines feinen Knorpelstreifens erwähnt, der sich auf der Aussenfläche des Trabekels vor dem vordern Ende des Fortsatzes des Nasenflügelknorpels gebildet hatte, aber noch nicht in Verbindung mit der Nasenkapsel stand; jetzt erscheint derselbe auch bei Pelobates und wächst rasch auf der Aussenseite des Trabekels nach hinten bis zum Innenrande des neugebildeten knorpligen Bodens der Nasenhöhle, mit dem er von unten her verschmilzt. Bei der Ausdehnung der Nasenhöhlen nach vorn und in die Breite, die zu einer Verdrängung der Trabekel führt, theilt dieser Knorpel ihr Schicksal, wächst aber immer stärker, je weiter die Resorption des unter ihm liegenden Trabekels fortschreitet; es ist der Knorpelfortsatz, der im erwachsenen Thiere jüngst von WIEDERSHEIM entdeckt wurde. Bei Pelobates ist seine Verbindung mit dem Trabekel nie eine so innige wie bei Rana, wo der WIEDERSHEIM'sche Fortsatz eine Zeit lang aus continuirlich mit einander verbundenen neugebildetem Knorpel und einem unversehrten Reste Trabekulargewebes zusammengesetzt ist. Da im Anfang dieses Stadiums durch die innige Verbindung des neugebildeten knorpligen Nasenbodens mit dem Trabekel, wie erwähnt, eine feste Unterlage für die Nasenhöhle geschaffen wird, so kann natürlich bei dem Höhenwachsthum der Nasenhöhlen der Boden derselben nicht nachgeben. Viel leichter ist dies bei der knorpligen Decke möglich, die, wie oben ausgeführt, sich im ganzen vordern Abschnitte der Nase — und dieser kommt hier allein in Betracht — selbständig neben dem oberen Rande des Trabekels entwickelt hat, und diesem nur bindegewebig verbunden ist. Dieses ursprünglich horizontal liegende Knorpelblatt wird mit der Vergrösserung der Nasenhöhlen im senkrechten Durchmesser allmälig schief gestellt und endlich vertikal aufgerichtet, so dass die frühere Decke der Nase zur Scheidewand zwischen den oberen Blindsäcken wird (vergl. Fig. 7, 8, 9 u. 10*d*). Diese Aufrichtung der ursprünglichen Decke zu einem Theile der Scheidewand setzt sich bis in die Choanen fort. Aus dem äussern Rande des aufgerichteten Knorpelblattes wächst während dieses Vorganges und parallel mit demselben eine neue Decke heraus. Gleichzeitig verbreitert sich die schiefe Spange, die von der Decke zur Seite der Nasenhöhle herabsteigt so erheblich, dass die Spalten oberhalb und unterhalb derselben viel kürzer und enger werden. Ihre Verlängerung nach hinten, die breite Knorpelplatte, die sie durch Verschmelzung mit der Decke der Kieferhöhle bildet, erreicht

in diesem Stadium, wie schon PARKER richtig bemerkt hat, ihre höchste Ausbildung und geht nach hinten in die quere Gaumenplatte direct über, eine Verbindung, die späterhin wieder gelöst wird. Inzwischen haben sich die Knorpellamellen, welche die einzelnen Blindsäcke bisher nur an den Seiten umgaben, über der vordern Fläche derselben geschlossen und so eine knorplige vordere Wand der Nasenhöhle gebildet. Das Gewebe, welches ursprünglich das hintere Ende der Nase und die Aussenseite des Ethmoidalschlitzes mit dem Nasalaste des trigeminus als indifferentes Schleimgewebe umgab, wird jetzt in ein Knorpelblatt verwandelt, das die Ethmoidalspalte seitlich abschliesst, den genannten Nerven umscheidet, dem inneren Ende des queren Gaumenbalkens aufsitzt, den Winkel, den dieser mit den Trabekeln machte, ausfüllt und das hintere Ende der Nasenhöhle umgebend mit deren knorpliger Decke und Seitenwand in continuirliche Verbindung tritt Fig. 14). So erst werden bei Pelobates die Knorpelschalen hergestellt, in welche die Nasenhöhlen mit ihren hinteren Enden eingelegt sind, und deren Grund die quere Ethmoidalwand der Autoren darstellt. Die Nasenhöhlen sind nämlich neben den verschmolzenen Trabekeln nach hinten in den Ethmoidalschlitz eingewachsen und haben dessen Raum fast ausgefüllt. Das septum wird bei Pelobates am spätesten seiner Vollendung entgegengeführt. Es geschieht dies dadurch, dass das Schleimgewebe, welches sich vorn oben zwischen den einander zugewandten Seiten der aufgerichteten Decke und vorn unten nach Verdrängung der Trabekel zwischen den Drüsen an der Innenseite des unteren Blindsackes befindet und weiter hinten den Zwischenraum zwischen den dort erhaltenen Trabekeln ausfüllt, ganz allmälig in Knorpel übergeht (Fig. 10 u. 13 der blau schraffirte Theil). Die Gestalt dieses neu entstandenen Knorpelstreifens ist die einer senkrechten Platte, welche vorn hoch, hinten über der Commissur der Trabekel niedrig ist und sich mit ihrer abgeschrägten unteren Fläche eng an diese anschliesst. Die histologischen Unterschiede zwischen dem Trabekularknorpel, den secundär in der Schleimhaut der Nasenhöhlen gebildeten Knorpeln und dieser zuletzt entstandenen Ausfüllungsmasse bleiben noch lange merklich. Die Beschaffenheit des Trabekularknorpels ist, so weit er nicht direct von der Resorption ergriffen ist, dieselbe, wie wir sie oben geschildert: In einer stark lichtbrechenden, durchaus hyalinen Grundsubstanz sieht man stark contourirte, abgerundet polygonale, in Packeten zu 3—6 zusammengelegte, grosse Knorpelkapseln; um die verhältnissmässig kleinen Kerne einen Rest blassen

in Faden ausgezogenen Protoplasmas; dazwischen einzelne der grossen Zellen, die ich oben beschrieben (vergl. Fig. 32 *T*. Die Intercellularsubstanz, die in den früheren Stadien nur sehr schwer eine blasse Färbung annahm, tingirt sich jetzt sehr leicht rosa, an den Rändern der Stücke und in der Nähe von Resorptionsflächen sogar oft hochroth. Es deutet dies, wie ich glaube, auf den Beginn einer chemischen Umänderung hin. Die Knorpel der Nasenkapsel haben sich ziemlich verändert, doch bleibt der Unterschied von dem Trabekularknorpel immer noch leicht wahrnehmbar. Die Grundsubstanz derselben ist reichlicher, fester und gleichmässiger geworden, aber schwächer lichtbrechend und immer noch spärlicher, als die im Trabekularknorpel. Die Kapseln sind klein (Fig. 32 *d*), von den Kernen beinahe ausgefüllt und liegen dicht gedrängt, aber ohne irgend welche regelmässige Anordnung erkennen zu lassen. Jüngere Theile der Nasenkapsel, z. B. die neu auswachsende Decke und vor allem die sich am spätesten differenzirende knorplige Ausfüllung des Intertrabekularraumes besitzen eine spärliche, weiche, noch vielfach von Resten der Ausläufer der umgewandelten Bindegewebszellen durchzogene Grundsubstanz von ganz geringem Lichtbrechungsvermögen (Fig. 32 *sc*. Die Kapseln sind in Folge dessen sehr schwach contourirt, liegen ganz ungeordnet, dicht gedrängt und zeigen im Innern grosse ovale Kerne. Zwischen einem solchen jungen Knorpel und einem vielkernigen Schleimgewebe sind in dem sich bildenden septum alle Uebergänge nachweisbar. Diese 3 verschiedenen Knorpelarten lassen sich noch lange Zeit nach der Metamorphose deutlich unterscheiden, selbst wenn ihre Grundsubstanzen in einander übergehen, wie es bei der Composition eines anatomischen Theiles aus allen dreien, z. B. des septums der Fall ist. Die Abgrenzung der verschiedenen Bestandtheile des septums bei Pelobates wird aber noch schärfer gemacht und selbst dann, wenn die 3 Knorpelarten in ihrem Aussehen sich einander nähern, d. h. die Beschaffenheit des Knorpels des erwachsenen Thieres annehmen, noch dadurch eine Zeit lang ermöglicht, dass an der Oberfläche jedes Bestandtheiles die Zellen so geformt und gestellt sind, wie sonst an den Grenzen selbständiger Knorpelstücke. Am schärfsten und dauerhaftesten ist die Grenze der Trabekeltheile gegen die übrigen; das hat darin seinen Grund, dass die oberflächlichen Schichten derselben nicht nur durch die Stellung der Knorpelzellen ausgezeichnet sind, sondern auch durch besonders reichliche, ganz homogene, immer roth gefärbte Grundsubstanz ins Auge fallen. Die Grenze dieser Grundsubstanz gegen

das anliegende Gewebe Fig. 32 bei *g* ist langezeit geradlinig: ihr reichliches Vorhandensein bezeichnet die Stelle der Grenze selbst dann noch, wenn alle übrigen Merkmale verwischt sind.

Die folgende Darstellung der histologischen Vorgänge bei der Resorption der Trabekel ist auf beide Arten zu beziehen, da die Erscheinungen bei Rana und Pelobates ihrem Wesen nach dieselben sind. Die Unterschiede, die in der Ausbreitungsweise des Processes hervortreten, werde ich unten für jedes der beiden Thiere gesondert hervorheben. Bei beginnender Resorption zeigen sich an einzelnen Stellen nahe der Oberfläche eigenthümliche Veränderungen der Trabekularknorpel, die sich unter dem anfänglich unversehrten perichondrium in verästelten Figuren ausbreiten. Die Zellen des Knorpels gerathen in der Umgegend solcher Stellen in Proliferation, die Kerne liegen dichter und sind häufig kleiner, die Grundsubstanz verliert ihr homogenes, festes Aussehen; sie erscheint weich, körnig und blasser, die Kapselgrenzen werden in Folge dessen undeutlich. In dem Bezirke der Figuren selbst fliessen die mit jungen Zellen angefüllten und von erweichtem Gewebe umgebenen Knorpelkapseln zu unregelmässigen Lücken zusammen. Mitunter schreitet die Erweichung nach einer Seite hin rascher vor und erbricht eine Reihe von Knorpelkapseln, die zwar schon von einer Brut junger Zellen erfüllt sind, deren Wände aber noch fest und starr erscheinen (vergl. dazu Fig. 33). Je grösser die Heerde werden, um so breiter wird meistens die ringsum veränderte Zone und um so flüssiger der Inhalt, so dass er häufig aus den Schnitten herausfällt. Erhält er sich einmal, so findet man den Raum mit einer weichen lymphkörperhaltigen Substanz erfüllt und von vielen, dabei oft sehr dicken Blutgefässen durchzogen. Mitunter ist der ganze Spalt durchaus von rothen Blutkörperchen ausgefüllt. Es war mir nicht möglich zu entscheiden, ob diese in solchen Fällen in besonderen Wandungen lägen oder ob sich eine Art lakunären Kreislaufes herausbilde, indem sich Blutgefässe direct in die Erweichungshöhlen öffneten. Anfänglich sind die Heerde sicher von Blutgefässen frei; um so reichlicher und angefüllter zeigen sich die Capillaren des benachbarten perichondriums. Allmälig nehmen die Erweichungshöhlen ganze Seiten der Trabekeln auf einmal ein; ihre Wandungen sind dann von einer mehr oder minder dicken Schicht veränderten Knorpelgewebes ausgekleidet, in welchem sich noch häufig Inseln mit unversehrter Structur vorfinden (vergl. Fig. 11 bei *T*). Der feste Bau des perichondriums geht auch bald verloren. Mit der Erwei-

chung verbindet sich eine Resorption des durch dieselbe flüssig gemachten Materials; während der Trabekularrest immer kleiner wird, schrumpfen auch die Erweichungshöhlen um ihn herum immer mehr ein. Bei Pelobates kommen Erweichung und Resorption hinter einander; bei Rana halten beide Vorgänge gleichen Schritt vergl. Fig. 31 *R*). Nachdem die Resorption das für jede Art characteristische Maass erreicht hat, legen sich die Wände der Erweichungsspalten an einander und dieselbe verschwindet. An ihrer Stelle bleibt noch eine Zeit lang eine Verdickung des perichondriums zurück, die sich aber beim erwachsenen Thiere allmälig ausgleicht.

Bei Pelobates zeigen sich die ersten Resorptionslücken an der äussern Kante und auf der Mitte der Aussenfläche des Trabekels; an der letztgenannten Stelle scheint das Andrängen der in die Quere wachsenden Nasenhöhlen von Einfluss zu sein, denn dieselbe erscheint zugleich von aussen eingedrückt (Fig. 10). Am raschesten schreitet der Process in den Trabekularhörnern fort, so dass das perichondrium derselben bald nur eine von Knorpeltrümmern und erweichten Massen angefüllte Höhle umgrenzt. Wenn die Erweichungsvorgänge ihre Höhe erreicht haben, ehe noch die Resorption stärker einsetzt, trifft man an der Stelle des ganzen vorderen Theiles des Trabekels bis zu der Stelle, wo er sich mit dem WIEDERSHEIM'schen Knorpel zusammen dem Boden der Nasenhöhle nähert, eine einzige grosse Erweichungshöhle (Fig. 11 *T*). Von da an bleibt die innere Seite des Trabekels verschont und mit dieser sitzt er an einer erst im Uebergange zum Knorpelgewebe befindlichen unteren Verlängerung des septums, eben dem früheren Intertrabekularraume fest. Die Verbindung, die bis dahin zwischen dem neu gebildeten Nasenhöhlenboden und der Aussenfläche des Trabekels bestanden hatte und welche als so wichtig für die mechanischen Verhältnisse bei der Ausdehnung der Nasenhöhlen geschildert wurde, ist bis zum vordern Rande der Choane hin durch den den Knorpel umgebenden Resorptionsspalt gelöst. Dabei ist characteristisch, dass derselbe nicht die ursprüngliche Grenze beider Knorpel durchbricht, sondern meist einen Rest des Trabekels am innern Rande des Bodens sitzen lässt (Fig. 10 zwischen *T* und *b*). Weiter nach hinten, wo diese Verbindung nicht gelöst wird, besitzt der Trabekel nur eine obere und zwei untere Resorptionsflächen (Fig. 13 *R*) und zeigt auch noch deutlich seine eigenthümliche dreieckige Gestalt, während weiter vorn der Knorpelrest in den Resorptionshöhlen meist zu einem Queroval abgenagt ist. Die Resorption geht am Ende so weit, dass im ganzen vordern Ab-

schnitte des Schädels unter dem WIEDERSHEIM'schen Knorpel und unter dem Boden der Nasenhöhle jede Spur des Trabekels verschwunden ist. Erst kurz vor der Oeffnung der Choane erscheinen an den Seitenflächen des untern Endes des septums zwei schmale, dreieckige, aussen von einer Resorptionsspalte umgebene Ansätze, welche aus dem characteristischen Trabekularknorpel bestehen. Sie nehmen rasch nach hinten an Grösse zu, verbinden sich seitwärts mit dem knorpligen Nasenboden und ersetzen in der Choanengegend das neu gebildete septum vollkommen (Fig. 12 *T*). Nach der Metamorphose schwinden die Resorptionsspalten und die histologischen Unterschiede, die äussern Enden der dreieckigen Ansätze verbinden sich dauernd mit dem knorpligen Boden der Nasenhöhle, in welchem nur die zwei beschriebenen Löcher am vordern Rande bleiben. Nach dieser Darstellung bestehen bei Pelobates der knorplige Boden und das knorplige septum der Nase nicht blos in verschiedenen Stadien, sondern auch auf jeder einzelnen Entwicklungsstufe in der Länge aus sehr verschiedenen Bestandtheilen. Ursprünglich bildete den eigentlichen Boden der Nase ein eigener Knorpelstreif am unteren Rande des Trabekels. Letzterer unterstützte mit seiner Aussenfläche die Nasenhöhle auch von innen und unten, vertrat im ganzen aber mehr die Stelle eines septums Fig. 7 und ziemlich noch Fig. 4). Später ändert sich im vordern Theile dies Verhältniss dahin, dass der Trabekel mehr unter als neben der Nasenhöhle liegt, während durch Aufrichtung des bisherigen knorpligen Daches der oberen Blindsäcke eine Erhöhung des septums erreicht wird (vergl. Fig. 8, 9, 10). Im hinteren Theile der Nase bleibt noch das alte Verhältniss. Mit dem Eintreten der Resorption und der gleichzeitigen Umwandlung des zwischen den Trabekeln und den aufgerichteten Decken gelegenen Schleimgewebes im Knorpel ist die Zusammensetzung des septums und des Bodens am complicirtesten. Auf einem Schnitte durch den vorderen Theil der Nase besteht ersteres aus einer länglich viereckigen Platte ganz jungen Knorpelgewebes, mit welchem jederseits die halbmondförmigen, aufgerichteten Deckentheile verschmolzen sind und an dessen zwischen den unteren Blindsäcken gelegenem Theile die geschrumpften Trabekeln zwei ovale oder dreieckige Ansätze bilden (Fig. 10). Der Boden besteht nur aus der neu gebildeten, durch die Resorption vom Trabekel abgelösten Knorpelplatte. Vor der Choane zeigen die Trabekel zwar an ihrer obern und untern Fläche Resorptionshöhlen, besitzen aber ihre characteristische Gestalt und sind aussen fest mit dem neu gebildeten Boden

und mit dem aus dem Schleimgewebe des Intertrabekularraumes gebildeten neuen Knorpel verbunden und ergänzen so Boden und septum. an welchem letzteren sich wiederum die aufgewendete Decke betheiligt Fig. 13 . In der Choane wird allmälig die neu gebildete Zwischensubstanz durch die verschmolzenen Trabekeln verdrängt. die hier den grössten Theil des septums bilden. da die Decke ihre ursprüngliche horizontale Lage beibehält Fig. 12 . Nach der Metamorphose verwischen sich die histologischen Unterschiede der Knorpel verschiedener Abstammung. Das septum, wie der Boden. werden durch die weitere Ausdehnung der Nase verdünnt und vor allem der abgerundete Winkel den vor und in der Choane der sich zwischen septum und Boden einschiebende Trabekel bildet, in einen ziemlich scharfen rechten verwandelt (vergl. Fig. 2 mit 13 . Auf diese Weise betheiligt sich auch ein Theil des Trabekels an der Bildung des definitiven Nasenbodens. Später wird wie schon erwähnt bei Pelobates sowohl. als bei Rana die Verbindung. welche sich zwischen der rudimentären knorpligen Seitenwand und der hintern Umrandung der Nasenhöhle ausgebildet hatte, wieder gelöst. Nur bei Bombinator bleibt dieselbe bestehen. wenigstens bei jungen Thieren. die ich untersucht habe. Die weite Communication. die bei der letztgenannten Art zwischen dem unteren Blindsacke und dem Raume unter der Nasenkapsel existirt. beruht auf einer Einbuchtung des vordern Theiles des knorpligen septums von unten her. Nach der Entwicklungsgeschichte des septums. wie wir sie eben bei Pelobates kennen gelernt haben. lässt sich vermuthen. dass dies auf einem Ausbleiben der Verknorpelung des vordern Theiles des intertrabekulären Schleimgewebes bei Bombinator beruht.

Bei Rana esculenta liegen die auf dem Querschnitte eiförmigen Trabekel von vorn herein im Boden der Nasenhöhle. Die Umänderungen sind daher bei diesem Thiere auch viel weniger auffällig als bei der Knoblauchkröte. Die Nasenhöhlen dehnen sich stark in Höhe und Breite aus; die Verschmelzung der knorpligen eigenen Innenwand des oberen Theiles der Nasenhöhle mit dem septum, welche schon im vorigen Stadium begonnen hatte, wird inniger und breiter und die Grenze zwischen beiden. welche anfänglich noch durch die Stellung der Knorpelzellen kenntlich war. verwischt sich immer mehr (Fig. 16 und 17 . Der Boden der Nasenhöhle schliesst sich jetzt bis auf die bleibende Lücke nahe der vordern Wand vollständig knorplig ab. Dies geschieht dadurch. dass die neu gebildete knorplige Anlage, welche bis dahin der äussern Hälfte der oberen Fläche des

Trabekels aufgesessen hatte, diesen nach innen überwächst und sich mit dem septum vereinigt vergl. Fig. 16 u. 17 . Vom vordern Rande der Choane an wird der Trabekel nicht über- sondern umwachsen, so dass er von da mit seiner obern Fläche einen Theil des knorpligen Bodens der Nasenhöhlen bildet. Die übrigen Knorpel der Nase folgen in ihrem Wachsthum den sich ausdehnenden Nasenhöhlen und nähern sich immer mehr der definitiven Form. Die Resorption beginnt zuerst im Trabekularhorne, das in kürzester Frist in eine mit Schleimgewebe und Knorpeldetritus gefüllte Höhle verwandelt wird: sie setzt sich von da weiter am Aussenrande des Trabekels nach hinten fort, umfasst denselben aber nicht allseitig, wie bei Pelobates, sondern neben dem Erweichungsheerde am äussern Rande bildet sich rasch ein zweiter am innern; diese vereinigen sich über der untern Fläche und zehren von da aus allmälig nach oben fortschreitend den Knorpel auf (Fig. 17 und 31 *R* . Die obere Fläche desselben hat sich inzwischen mit dem Wiedersheim'schen Knorpel so innig vereinigt, dass die Grenze zwischen beiden nur durch die histologische Differenz festzustellen ist. Der Wiedersheim'sche Knorpel besteht zu dieser Zeit aus neugebildetem Knorpel, an den sich nach unten ein breiterer oder schmälerer Streifen des characteristischen Trabekularknorpels ohne zwischengeschobenes perichondrium anschliesst: an der unteren Fläche des letzteren bemerkt man stets einen schmalen Resorptionsspalt, dessen Wände mit jungen Zellen ausgekleidet sind. Nie kommt es aber bei Rana zur Bildung grosser, von Massen erweichten Gewebes erfüllter Höhlen, sondern Erweichung und Resorption und in Folge deren Schrumpfung des umliegenden Gewebes gehen immer Hand in Hand. Die untere Resorptionsfläche begleitet den Trabekelrest auch da, wo er sich mit dem Wiedersheim'schen Knorpel an den Boden der Nasenhöhlen ansetzt dieser Stelle entspricht genau Fig. 31 , mit dem er ebenso innig verbunden ist, als mit jenem. Er wird allmälig bis zum vordern Rande der Choane hin vollständig resorbirt, von dort aus rückwärts tritt er dauernd betheiligt bei der Bildung des knorpligen Bodens auf. Die Wölbung seiner oberen Fläche wird durch eine zweite Resorptionsspalte, die sich an derselben bildet, ausgeglichen. Die übrigen Veränderungen nach der Metamorphose sind den bei Pelobates beschriebenen ganz ähnlich.

Erwähnen will ich noch, dass bei der Resorption der Lippenknorpel, die ganz in derselben Weise vor sich geht, wie die des vorderen Trabekelendes, am längsten die seitlichen Theile erhalten bleiben. Es sind dies augenscheinlich die abgelösten Enden

von Götte's Oberkieferknorpeln, von denen er an mehreren Stellen spricht (es ist *x* in Fig. 10 und 11).

Folgendes gilt in gleicher Weise für beide Arten: Der zuerst gebildete Nasenfortsatz des intermaxillare wächst vom vordern Ende des Fortsatzes des Nasenflügelknorpels auf den sich weiter entwickelnden Wiedersheim'schen Knorpel hinüber (Fig. 11 *i*) und erreicht mit diesem nach der Erweichung und Resorption der Lippenknorpel den vordern Rand des Trabekels, wo sein Zahn- und Gaumenfortsatz entsteht. Die erste Bildung des maxillare bei Rana habe ich geschildert; bei Pelobates ist der Knorpelfortsatz des queren Gaumenbalkens, der bei der andern Art den Knochen bis unter den Oberkieferfortsatz der Nasenkapsel begleitet, viel kleiner. Der Raum, welcher ursprünglich zwischen dem aufsteigenden Aste des maxillare und der Aussenwand des Kiefers blieb, wird allmälig durch das Breitenwachsthum der Nase ausgefüllt, so dass dieselbe beim erwachsenen Thiere der Gesichtsplatte des maxillare eng anliegt. Erst sehr spät erreicht bekanntlich dieser Knochen (vergl. Parker) seine definitive Länge. Auf das maxillare folgt in der Entwicklung der vomer und auf diesen erst die nasalia; letztere entstehen zuerst über der Spalte, die zwischen der knorpligen Decke und der Knorpelspange bleibt, welche von derselben schief zur Aussenwand nach rückwärts herabsteigt. Ziemlich gleichzeitig mit den Drüsen der äussern Haut bilden sich die obere Nasendrüse und die Rachendrüse aus. Am spätesten wächst in dem Grunde der Falte, die der halbkreisförmige Wulst, der sich parallel dem Zwischenkieferrande hinzieht, mit der Mundschleimhaut bildet, die glandula intermaxillaris ein (in Fig. 10 *gi*). Die Epithelzapfen entbehren zuerst des Lumens, sie erstrecken sich meist nach vorn und füllen allmälig den Raum aus, der vor der Nase nach Resorption der vorderen Trabekelenden umgeben vom Zwischenkiefer und den Knorpelfortsätzen besteht. Anfänglich liegen die Schläuche der Drüse weit auseinander durch massenhaftes embryonales Schleimgewebe getrennt; späterhin nehmen sie so überhand, dass sie nicht nur ganz eng aneinandergepresst sind, sondern sich sogar, wie oben beschrieben, bei einigen Arten in die Nasenhöhle eindrängen.

Das sehnige Gewebe, welches in der Entwicklung des Thränencanals bei Rana um denselben aufgetreten war, verschwindet allmälig und der Gang erscheint späterhin zunächst unter dem Epithele von einer schleimartigen und darauf erst von einer festeren, bindegewebigen Schicht umgeben. Wie schon erwähnt, bleibt noch

sehr lange Zeit nach der Metamorphose an der Stelle der Einwachsung eine Art Narbe in der cutis d. h. eine Störung des regelmässigen horizontalen Faserverlaufes zurück Fig. 26 *st*. Die Resorption alles Schleimgewebes und das Wachsthum aller Bestandtheile der Nase, die ein festes Aneinanderliegen der Theile — alle Lücken sind mit Drüsen ausgepolstert — bedingen, geben dem Thränencanale seine definitive Lage, über die ich oben berichtet habe. Historisch will ich noch bemerken, dass Götte der einzige ist, welcher (l. c. pag. 654) darauf aufmerksam macht, dass ein Theil der Nasenknorpel und zwar nach ihm das septum und der Boden ohne Zusammenhang mit den Trabekeln oder von ihnen abgeleiteten Theilen entstehen. Dass die ganzen vorderen Enden der Trabekel bis in die Nähe der Choanen der Resorption anheimfallen, scheint ihm, wie den übrigen Autoren, entgangen zu sein.

Die Nasenhöhlen der Tritonen, wie aller übrigen Urodelen, sind bekanntlich durch kein knorpliges oder knöchernes septum, sondern durch den bis an die Vorderseite des Schädels reichenden, von den Innenwänden beider Nasenhöhlen umfassten Intermaxillarraum der Autoren, den ich fortan Internasalraum nennen werde, von einander getrennt. Dieser Internasalraum ist bei Triton cristatus und taeniatus, die ich daraufhin untersucht habe, niemals durch eine knorplige Wand von der Schädelhöhle geschieden, sondern immer nur häutig gegen dieselbe abgeschlossen[1] (vergl. Fig. 32 zwischen *ge* u. *gi*). Die Nasenkapseln der Urodelen liegen nach vorn den Intermaxillaren an, sind also im Verhältnisse viel länger, als die der andern Amphibienfamilie. Die Höhlen neh-

[1] Ich muss darin Wiedersheim widersprechen, welcher in seiner »Salamandrina perspicillata« pag. 99 behauptet: »Der Hauptunterschied zwischen dem Knorpelgerüst der regio ethmoidalis bei S. perspicillata und allen übrigen Urodelen ist ein negativer, in so fern wir bei jener Art gerade denjenigen Theil vermissen, der das cavum cranii der letzteren nach vorn in Form einer knorpligen lamina cribrosa abschliesst«. — Bei den genannten einheimischen Tritonen fehlt diese knorplige lamina cribosa sowohl bei Erwachsenen, als bei Larven meiner Erfahrung nach stets, eben so wie bei der italienischen Art. Bei Salamandra maculata ist sie nur dem erwachsenen Thiere eigen, bei Embryonen von 25 Mm. Länge, leider die einzigen, die ich untersuchen konnte, war sie noch nicht vorhanden. Sie bildet sich erst durch nachträgliches Verwachsen der Innenseiten der Trabekel. Ich werde im allgemeinen Theile auseinandersetzen, warum ich gerade das Fehlen der knorpligen lamina cribrosa und den nur häutigen Abschluss der Schädelhöhle gegen den Internasalraum, wie er bei den beiden Tritonen, bei Salamandrina und den Larven von Salamandra gefunden wird, für den ursprünglicheren Zustand zu halten geneigt bin.«

men von vorn nach hinten an Höhe und noch mehr an Breite zu und sind viel einfacher gestaltet, als bei den Fröschen. Man unterscheidet an jedem Querschnitte einen mit hohem Riechepithel ausgekleideten rundlichen weiteren Theil, der dem septum anliegt und nach aussen und unten sich verschmälernd in eine seitliche, mit niedrigem Epithel versehene Ausstülpung übergeht. Letztere ist an der obern Wand durch einen namentlich im vordern Theile sehr deutlichen Wulst abgegrenzt. Die Grundlage dieses Wulstes wird nur von Bindegewebe gebildet. Die seitliche Ausstülpung ist vorn sehr seicht und wird nach hinten ziemlich plötzlich viel tiefer: sie entspricht jedenfalls mit diesem tieferen Theile der Kieferhöhle der Anuren, — derselbe ist von dem maxillare umschlossen. Wie beim Frosche zieht sich die Kieferhöhle in der Choane noch eine Strecke weit am Dache der Mundhöhle hin. Vor der äussern Nasenöffnung liegt bei den Urodelen nur eine ganz kurze blinde Kuppel; die Choane liegt im allerhintersten Theile der Nasenhöhle.

Die Knorpelkapsel der Nase eines erwachsenen Triton cristatus ist zwar vollständiger, als die des Frosches, zeigt aber doch grosse und characteristische Lücken. Die Innenwand (Fig. 6 *i*), welche zugleich den Internasalraum von aussen begrenzt, bildet eine in der Richtung von oben nach unten gekrümmte Platte, deren unterer Rand fast überall bedeutend stärker ist als der obere und auf den meisten Durchschnitten dreieckig erscheint. In dem hintersten Theile der Nasenhöhle zeigt jede Innenwand einen breiten Ausschnitt, der die unteren dreieckigen Theile von oberen Spangen trennt. Gleichzeitig vereinigen sich letztere von beiden Seiten her zu einem knorpligen Dache für den hinteren Theil des Internasalraumes. In diesem überdachten und seitlich aufgeschlitzten Raume, der mit Drüsen ausgefüllt ist, laufen in den Rändern zwischen Dach und Boden jederseits die Stämme der Riechnerven nach hinten. Da wo diese in das Gehirn eingetreten sind, schliesst sich wieder die Seitenwand und das Dach hört auf, während sich unten ein knorpliger Boden für das Gehirn herstellt. Im vordersten Theile besitzt die mediale Seitenwand einen Ausschnitt für den Durchtritt des Gesichtsastes des ramus ophthalmicus quinti (Fig. 6 *r*). Der kurze, vor der apertura externa gelegene Blindsack der Nasenhöhle liegt in einer mit der knorpligen Innenwand zusammenhängenden vollständigen Kuppel. Von dieser gehen nach hinten zwei Streifen ab; der eine steigt von der Decke allmälig zur Aussenwand herunter (Fig. 6 *sch*), der andere liegt am Boden der kurzen seitlichen

Ausstülpung des vorderen Theils der Nasenhöhle. Beide vereinigen sich etwa in der Mitte der Länge der Nasenhöhle zu einer dieselbe von aussen und unten ziemlich breit umgebenden Schale, die sich bald darauf genau in die Sagittalebene einstellt, zugleich aber an ihrer unteren Kante durch ein länglich viereckiges Loch ausgeschnitten ist (Fig. 6*p*). Die so hergestellte knorplige Seitenwand nimmt im hinteren Theile immer mehr an Höhe zu und erreicht schief aufsteigend mit ihrem obern Rande am Ende der Nasenhöhle die Innenwand, mit der sie sich zur Bildung einer Knorpelschale um das hintere Ende der Nasenhöhle vereinigt; dieselbe wird vom ramus nasalis trigemini durchbrochen. Ihr unterer Rand, der die Choane von hinten her begrenzt, ist der quere Gaumenbalken. Die Kieferhöhlen besitzen einen von hinten her tief gespaltenen knorpligen Boden; die innere Spange desselben begrenzt die Choane von aussen. Im übrigen ist letztere nur von Knochen umgeben, da dem Boden der eigentlichen Nasenhöhle eine knorplige Unterstützung bei Triton cristatus fehlt. Die grösste Lücke in der knorpligen Nasenkapsel findet sich demnach in dem Boden der Nasenhöhle; sie gleicht ohngefähr einem Dreiecke mit hinterer Basis (Fig. 6, 1). Die zweitgrösste ebenfalls dreieckige (Fig. 6, 2) liegt in der Decke; ihre Basis ist der obere Rand der erwähnten schiefen Spange. Dann folgt eine ebenfalls ansehnliche viereckige (Fig. 6, 3) in dem vorderen schräg nach vorn und aussen gestellten Theile der Seitenwand und dann erst eine vierte kleinere in der Kante der Schale, die die Nasenhöhle im hinteren Abschnitte von aussen und unten umgibt (Fig. 6, 4). Die Knorpelkapsel der Nase von Triton taeniatus ist ungleich vollständiger, als die der grossen Art. Die beschriebenen Lücken sind zwar vorhanden, aber unverhältnissmässig kurz und eng und demgemäss die Knorpelspangen zwischen ihnen viel breiter. — Die Kuppel für den vordersten Theil der Nasenhöhle enthält die dreieckige Verbreiterung im untern Rande der Innenwand nicht mehr, sondern diese tritt unter der Oeffnung für den trigeminus-Ast als besonderer Fortsatz aus der Innenwand heraus und läuft im intermaxillare nach vorn, um im Winkel zwischen dessen Gesichts- und Gaumenplatte zu endigen. Wiedersheim erwähnt und zeichnet diesen Theil (Salamandrina perspic. pag. 97. Taf. XIII. Fig. 91) bei Salamandra maculata als »hornartigen Fortsatz gegen das intermaxillare«.

Das Verhältniss der Deckknochen zur knorpligen Nasenkapsel ist bei Triton cristatus folgendes: Die dreieckige Lücke im Dache

(Fig. 6, 2) wird bis zum vordern Rande der knorpligen Seitenwand vom nasale, von da an rückwärts vom frontale zugedeckt: die grosse Lücke in der Basis (Fig. 6, 1) schliessen die Gaumenplatten des intermaxillare und die beiden vomero-palatina. Die vordere Lücke (Fig. 6, 3) in der Seitenwand wird von unten her theilweise von der Gesichtsplatte des maxillare superius verschlossen. In ihrer obern vordern Ecke bleibt die apertura externa narium, welche am macerirten Schädel unnatürlich lang erscheint, weil sie von hinten her nur häutig umrandet ist. Im hinteren oberen Theile dieser Lücke zweigt sich der Thränencanal ab. Die zweite kleinere Lücke (Fig. 6, 4) in der Seitenwand wird ebenfalls durch die Gesichtsplatte des maxillare superius zugedeckt. Durch diese Lücke stülpt sich der vorderste Theil der Kieferhöhle aus, der also nur knöcherne Wände hat. Das lacrimale (frontolacrimale der Autoren) liegt auf der Aussenseite der knorpligen Seitenwand und erreicht kaum deren oberen Rand. Die sagittalen Platten des intermaxillare und des vomer doubliren die Knorpelwände des cavum internasale von innen.

Die Intermaxillardrüse der Urodelen hat jüngst von Wiedersheim eine eingehende Berücksichtigung erfahren. (Vergl. »Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und S. persp.« pag. 150 und 151.) Ich will daher nur erwähnen, dass in den Spalt der Innenwand, in welchem die olfactorius-Aeste nach hinten laufen, sich regelmässig einige Schläuche einzwängen, ohne jedoch weiter in die Nasenhöhle vorzudringen. Ausserdem finde ich auch, dass bei beiden einheimischen Tritonen, die ich untersucht habe, die Drüse über die Ränder der Oeffnung des Internasalraumes auf die Schädeloberfläche nach hinten eine Anzahl Schläuche ausschickt. Eine zweite Drüsenansammlung zieht sich gleich hinter der apertura externa an der Aussenseite des bindegewebigen Wulstes hin, der sich an der Seitenwand der Nasenhöhle findet. So viel ich sehe hängt diese Drüse mit der intermaxillaris nicht zusammen, sie mündet in die seitliche Ausbuchtung. Eine Anzahl Drüsen, die sich am Boden der Nasenhöhle vor den Choanen hinziehen, fielen mir dadurch auf, dass ihre Schläuche viel kleiner, als die der intermaxillaris, und die Zellen in denselben roth gefärbt erschienen. Die Ausmündung findet in die Nasenhöhle statt; mit der intermaxillaris hängt sie bestimmt nicht zusammen, denn sie wird viel früher gebildet, als diese. Ich erinnere mich bei Wiedersheim eine auf diese Drüse

zu beziehende Notiz gelesen zu haben, kann dieselbe aber jetzt nicht mehr auffinden.

Der Thränencanal mündet bei den einheimischen Tritonen und bei Salamandra etwa $1^1/_2$ Mm. hinter der apertura externa unter dem Wulste, der sich an der Aussenwand der Nasenhöhle hinziehend die seichte seitliche Ausbuchtung im vordern Abschnitte von dem Haupttheile der Nase trennt. Er schlägt sich von dieser Stelle aus um eine Einbiegung am vordern Rande der Knorpelplatte, die durch Verschmelzung der beiden Spangen, welche vorn in der Decke und im Boden laufen, gebildet wird, herum und zieht von da nach hinten zuerst zwischen der knorpligen Seitenwand, die daselbst etwas eingebogen ist, und dem maxillare[1]), tritt in die Naht zwischen maxillare und lacrimale (siehe Fig. 29 *Th*), dann in dieses selbst ein, zerfällt im lacrimale meist schon in zwei Aeste, verlässt diesen Knochen noch vor seinem Augenhöhlenrande und mündet zweigetheilt im innern Augenwinkel aus. Die Sondirung des Thränencanals von seiner Nasenöffnung aus ist bei Salamandra maculata, wenn man vorher durch Wegnahme des Bodens der Nasenhöhlen und des internasal-Raumes Licht und Raum geschaffen hat und ausserdem das gespaltene obere Augenlid zurückgeschlagen, um das freie Austreten der Borste im innern Augenwinkel zu ermöglichen, nicht schwierig.

Die Entwicklung der Nasenhöhle und ihrer Wandungen bei der Urodele, von welcher mir reichliches Material zur Verfügung stand, bei Triton taeniatus, geht viel einfacher vor sich, als bei den Anuren. Die kleinsten Larven, die ich untersucht habe, waren im ganzen etwa 17 Mm. lang. Die Nasenhöhlen haben bei ihnen schon die für den erwachsenen Molch characteristischen Eigenthümlichkeiten: nur erscheint im Verhältniss zur Grösse der Nasenhöhlen der von der äusseren Haut in dieselben schräg nach hinten und innen führende Canal viel länger und weiter und die seitliche seichte Ausbuchtung im vordern Theile der Nase bis zur Einmündung des Thränencanals characterisirt sich viel besser als eine directe Fortsetzung des Einführungsganges an der Aussenseite der Nasenhöhle hin. Sehr auffällig war mir, dass die Schädelhöhle weit nach vorn zwischen die Nasenhöhlen hineinreichte; während bei einem alten Triton ein Frontalschnitt durch den hinteren Rand der Choane das vordere Ende des Centralnervensystems noch gerade traf, fällt dasselbe jetzt noch in

[1]) Nicht im maxillare selbst, welches nur eine Aushöhlung für den Gang besitzt, wie es die Fassung in der vorläufigen Mittheilung vermuthen lässt.

Schnitte, die beide Nasenhöhlen vollständig nach unten geschlossen zeigen. Die Intermaxillarhöhle ist also bei jungen Larven kürzer, als beim erwachsenen Thiere. In den äusseren Rändern der Unterseite des im übrigen noch häutigen Schädels liefen zwei auf dem Querschnitte dreieckige Balken nach vorn, die weiterhin im untern Rande der Scheidewand zwischen Nasenhöhle und Internasalraum lagen. Die breiteste Seite des dreieckigen Querschnittes steht etwas schief gegen die Mundschleimhaut, eine Seite liegt in der Wand des Schädels und des Internasalraumes, die andere in der der Nasenhöhle. Vorn divergiren beide Knorpel etwas, verschmälern sich und senken sich von hinten in das schon gebildete intermaxillare ein. Gleich hinter dieser Stelle verbreitern sich diese Knorpelbalken, in denen man ohne weiteres die Rathke'schen Schädelbalken erkennt, zur Bildung eines knorpligen, dem Epithel dicht anliegenden Bodens der Nasenhöhle; kurz vor dem Anfange der Schädelhöhle schwindet der Boden und es wächst aus dem oberen Rande des Trabekels eine knorplige Auskleidung des internasal-Raumes heraus, die jedoch vor dem Beginne der Schädelhöhle wieder aufhört. An dieser Stelle zeigen die inneren Ränder der Trabekel Neigung, unter dem Schädel zu verschmelzen, doch ist bis jetzt der Anschluss noch nicht erreicht. Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass bei den Tritonen die Knorpelkapseln der Nasenhöhlen durch directes Auswachsen der Trabekel gebildet werden; das Folgende wird diesen Satz noch weiter bestätigen. An den Rändern der bisher gebildeten Theile kann man den Vorgang der Verknorpelung selbst verfolgen. Er besteht darin, dass das Spindelzellengewebe, welches die übrigen Theile der Nasenhöhle umgibt, an den Rändern der bisher gebildeten Knorpel sich in solchen umwandelt; oder um es etwas anders auszudrücken: der Uebergang der auswachsenden Trabekel in das Spindelzellengewebe um die Nasenhöhlen ist ein ganz allmäliger. Von Knochen waren ausser den von Hertwig geschilderten Deckknochen der Mundhöhle nur ein Streifen vorhanden, der sich oberhalb der Trabekel am oberen innern Rande der Nasenhöhlen hinzog; es ist dies vorn die Anlage des sagittalen Astes des intermaxillare, hinten die des frontale. Von Drüsen ist nur diejenige ausgebildet, welche sich am Boden der Nasenhöhlen kurz vor der Choane hinzieht und sich jetzt schon durch die Kleinheit ihrer Schläuche und ihre rothe Tinction auszeichnet. Der Thränencanal ist bei Larven dieser Grösse entweder noch als Einwachsung vom Auge bis zur Stelle seiner späte-

ren Einmündung zu sehen, oder schon abgeschnürt und mit der Nasenhöhle in Verbindung getreten. Auf die specielleren Verhältnisse will ich hier, nachdem ich dieselben beim Frosche so genau geschildert habe, nicht weiter eingehen. Die Verbindung der Einwachsung mit der Nasenhöhle geschieht nicht durch Herabsenken am Einführungsgange, dessen Oeffnung von der späteren Einmündungsstelle sehr weit nach vorn liegt, sondern an dieser selbst durch directes Durchwachsen der sehr schmalen Schicht von Schleim- und Bindegewebe, die das Epithel der Nasenhöhlen von der Oberhaut trennt. Ich habe zwar keine Zwischenstadien beobachtet, glaube aber das gesagte doch vertreten zu können, da ich die Epitheleinwachsung nie bis zur Nasenöffnung reichen sah. Bei den grossen Larven von Triton cristatus wird sich der Vorgang vielleicht sicherer verfolgen lassen, als es mir bei meinem sehr minutiösen Objecte möglich war.

Die weitere Entwicklung besteht darin, dass die Trabekeln von ihrem oberen Rande aus eine vollständige Innenwand für die Nasenhöhlen bilden. Von dem obern Rande dieser und von dem Aussenrande des inzwischen verbreiterten Bodens wird die Nasenhöhle so vom Knorpel umwachsen, dass nur folgende Lücken bleiben: Eine, in welcher vorn die äussere Nasenöffnung ein- und hinten der Thräneneanal austritt, sie entspricht der grösseren vordern Lücke der Seitenwand beim Erwachsenen; eine zweite um den vorderen Theil der Kieferhöhlenausstülpung; als dritte die Choane; als vierte der Spalt im hintern Theile des Bodens der Kieferhöhle; ausserdem noch die Spalten in der Innenwand für den Eintritt des olfactorius und den Austritt des Gesichtsastes des trigeminus und in der hinteren Wand für den Eintritt des Nasenstammes desselben Nerven. Alle diese Lücken sind aber verhältnissmässig eng und um dieselben herum findet die Knorpelentwicklung, welche von den Trabekeln aus begann, durchaus continuirlich statt. Nur der vorderste Theil dieser, welcher im intermaxillare endet, betheiligt sich nicht an der Umschliessung des neben ihm liegenden Theiles der Nasenhöhlen, sondern derselbe wird von hinten her umwachsen. Die beiden grossen Lücken, die sich späterhin im Dache und im Boden der knorpligen Nasenkapsel finden, sind anfänglich kaum in Andeutungen vorhanden: sie bilden sich erst dadurch aus, dass bei der weiteren Ausdehnung der Nasenhöhlen das Knorpelwachsthum derselben nicht vollständig folgt. Am auffälligsten war mir dieser Unterschied gegenüber dem erwachsenen bei einer Larve von Triton cristatus von 6 Cm. Länge, die einzige, welche ich zur Untersuchung besass,

bei der gerade die Knorpelkapseln der Nase nur ausserordentlich enge Spalten zeigten, während dieselben beim erwachsenen wie beschrieben, an Dach und Boden durch grosse dreieckige Lücken ausgebrochen sind. Nach hinten hin bildet sich eine Strecke weit ein knorpliges Dach des Intermaxillarraumes aus, indem die einander zugewandten Ränder des oberen Theiles der Innenwände mit einander verschmelzen und noch etwas weiter zurück schliessen sich die Trabekeln unter dem Gehirne zu einer Basalplatte zusammen. Das knorplige Dach der Intermaxillarhöhle, welches ich bei der Larve verhältnissmässig grösser finde, als beim ausgewachsenen Thiere, ist nach Wiedersheim bei Salamandra das ganze Leben hindurch in grösserer Länge anzutreffen. Unterdessen ist zuerst im vorderen Theile des Internasalraumes an zwei symmetrischen Stellen die Intermaxillardrüse eingewachsen und verbreitet sich allmälig nach hinten bis zu der häutigen Scheidewand, die sie von der zurückweichenden Schädelhöhle trennt. Die Ausbildung der Deckknochen ist oft genug beschrieben worden.

Ehe ich daran gehe, eine Vergleichung in Bezug auf die Beschaffenheit der Nasenhöhlen und ihrer Wandungen und die Bildung dieser Theile zwischen Anuren und Urodelen aufzustellen, muss ich zuvor eine Erklärung für die bei so nahe verwandten Mitgliedern der Anurenfamilie selbst so auffälligen Unterschiede in der Bildungsweise der Knorpelkapseln der Nasenhöhlen von Rana esculenta und Pelobates fuscus zu geben versuchen. Bei der Knoblauchkröte liegen die Nasenhöhlen anfänglich nach aussen von den Trabekeln; ihre Knorpel entstehen ganz unabhängig von denselben; das septum ist eine sehr späte und sehr complicirte Bildung, die dadurch zu Stande kommt, dass bis zum Vorderrande der Choane die Trabekel von den Knorpeln der Nase überwachsen, durch die sich ausdehnenden Höhlen nach unten verdrängt und dann resorbirt werden, während zugleich die frühere Decke der Nasenhöhlen aufgerichtet und zu einem Theile der Scheidewand umgewandelt wird, welche sich im übrigen hinten aus den erhaltenen Theilen der Trabekel, vorn durch Verknorpelung des intertrabekulären Schleimgewebes bildet. Beim Frosche liegen dagegen die Nasenhöhlen von vornherein über den Trabekeln. Das septum wächst sehr zeitig aus der von den Trabekeln stammenden Scheidewand des Ethmoidalschlitzes heraus und verschmilzt so früh und innig mit den um den vorderen Abschnitt der Nase sich bildenden characteristischen Eigenknorpeln derselben, dass sehr

bald jeder Unterschied zwischen den Theilen verschiedener Abstammung aufhört. Die Trabekel werden zwar auch im vordern Theile der Nase von dem knorpligen Boden derselben überwachsen und von der unteren Fläche her resorbirt, erleiden aber keine sehr beträchtliche Lageveränderung und treten noch vor den Choanen als bleibende Bestandtheile in den Nasenhöhlenboden ein. Zur Erklärung der nochmals aufgeführten Unterschiede ist festzuhalten, dass das definitive Resultat der Entwicklung bei beiden Thieren dasselbe ist; die Trabekel werden in der ganzen vordern Hälfte der Nase vom Aufbau der bleibenden Wandungen ausgeschlossen und treten erst kurz vor den Choanen in dieselben ein. Von da an setzen sie bei beiden Arten den grössten Theil des septums und den innern Theil des Bodens zusammen; — wenn auch beim Frosche das septum nicht aus den verschmolzenen Trabekeln selbst entsteht, wie bei Pelobates, so ist es doch ein sehr früher Auswuchs derselben: wiederum bei der Knoblauchkröte, treten zwar die Trabekel am Ende der Metamorphose vor den Choanen nur in das septum ein, aber dadurch dass mit der fortschreitenden Ausweitung der Nasenhöhlen der durch die Aussenseite des Trabekels ausgerundete Winkel zwischen Boden und septum in einen rechten verwandelt wird, geräth ein Theil des ursprünglichen Trabekularknorpels in den innern Rand des Bodens. Der Unterschied in der Entwicklung scheint mir aber eher auf eine zeitliche Verschiebung im Gange derselben, als auf eine totale Veränderung bezogen werden zu müssen: das intertrabekuläre Schleimgewebe verknorpelt zwar bei Pelobates viel später, als das septum bei Rana auswächst, repräsentirt aber am Ende dasselbe Material, denn es liegt gleichfalls in gerader Verlängerung des Ethmoidalseptums nach vorn: die Decke der Nasenhöhlen, welche bei Pelobates zur Innenwand aufgerichtet wird, erweist sich schon in den nächsten Stadien als ganz derselbe Knorpel, der bei Rana von vorn herein die Innenseite des oberen Blindsackes bekleidet, nur dass die eigenthümliche Lage der Nasenhöhlen bei ersterem neben den Trabekeln ihn anfangs anders gelagert erscheinen lässt; kurz, alles spitzt sich darauf zu, dass man in der ursprünglich verschiedenen Lage der Nasenhöhlen zu den Trabekeln den Grund für die Verschiebungen und Abweichungen in der Entwicklung zu suchen hat. Wodurch ist aber diese verschiedene Lage veranlasst? Ich werde unten noch genauer ausführen, dass die Grösse, welche die Trabekeln während des Larvenstadiums erreichen, eine Erscheinung ist, die an vorübergehende Functionen während dieser Periode geknüpft ist und nichts

mit den Leistungen zu thun hat, die dieselben für die Organbildung des ausgebildeten Thieres zu liefern haben, ja dieser sogar hemmend in den Weg treten können. Die ausserordentliche Stärke dieser Balken, welche von dem Ende des Schädels frei nach vorn verlaufen, hängt direct damit zusammen, dass dieselben Träger der Hornkiefer, des provisorischen Kauapparates der Larven, sind und für die von mächtigen Muskeln verursachten Bewegungen derselben eine feste Stütze abgeben müssen. Je grösser die Larve im Verhältniss zum ausgebildeten Thiere wird, um so auffälliger wird das Missverhältniss zwischen der Grösse der specifischen Larvenwerkzeuge und den inzwischen sich ausbildenden Organen der definitiven Form. Bei Pelobates ist die Larve im Verhältniss zum ausgebildeten Thiere ungleich grösser als bei Rana. Dem entsprechend erscheinen auch die Trabekeln bei jenem viel mächtiger ausgebildet und bewirken eine anfänglich veränderte Lage der Nasenhöhlen, die, statt über denselben zu liegen, an deren äussere Seite gedrängt werden. Um dies Verhältniss aber auszugleichen, bedarf es natürlich dann anderer und viel eingreifenderer Umwälzungen als bei Rana.

Der Vergleich zwischen Urodelen und Anuren wird nach bekannten Grundsätzen an Larvenstadien der letzteren mit Vortheil anknüpfen [1]).

---

[1]) Es drängt sich wie bei jeder vergleichenden Untersuchung, so auch hier, die Frage nach der Werthschätzung des MÜLLER-HAECKEL'schen biogenetischen Grundgesetzes auf, dem der letztgenannte Autor die prägnante Fassung ertheilt hat: Die Ontogenese ist eine kurze Recapitulation der Phylogenese. Sind in der That alle Abweichungen von dieser Formel, die wir in der Entwicklungsgeschichte der Thiere finden, auf nachträgliche, wie HAECKEL sie nennt, »cönogenetische« Abkürzungen oder Fälschungen der Ontogenese zurückzuführen, oder liegt nicht in dem Wesen der Artbildung nach der DARWIN'schen Anschauung selbst schon eine Abänderung der Ontogenese als nothwendiges Ingrediens inbegriffen? Nach DARWIN beruht die Bildung jeder Art auf dem Constantwerden einer Varietät durch natürliche oder geschlechtliche Zuchtwahl. Wie entsteht eine Varietät? Gewiss nicht durch Veränderung des erwachsenen Organismus, sondern, so viel wir bis jetzt in das Wesen dieser sehr dunklen Vorgänge einsehen können, dadurch, dass auf irgend einer oft sehr frühen Entwicklungsstufe ein uns unbekanntes äusseres Agens eingreift und die Ausbildung irgend eines Organtheiles verändert. Die Artbildung kann demnach in nichts anderem bestehen, als in dem Festwerden einer solchen Abänderung der Ontogenese in einer bestimmten Reihe von Puncten. Es ist daraus ohne weiteres klar, dass zwei verwandte Arten, mögen sie nun in directer Linie hinter einander, oder in Seitenlinien neben einander liegen, um so grössere Uebereinstimmung in der Entwicklung zeigen müssen, je weniger neue

Das jüngste Stadium von Pelobates, das oben beschrieben wurde, gleicht, wenn man vorläufig von dem Mangel der sich später und dann in abweichender Weise bildenden Nasenknorpel absieht, in den wesentlichsten Eigenthümlichkeiten seiner Ethmoidalregion den Tritonen: Die Schädelhöhle verlängert sich in eine seitlich gegen die Enden der Nasenhöhlen aufgeschlitzte Spalte, durch welche die Riechnerven hindurchtreten und durch deren vordere Wand zwischen den verschmolzenen Trabekeln hindurch eine nur häutig verschlossene Oeffnung in den Internasalraum (Intertrabekularraum bei Pelobates) führt. Bei den Tritonen sind, namentlich bei Larven, die Verhältnisse in sofern noch characteristischer, als bei Pelobates, als sich die Schädelhöhle viel weiter nach vorn zwischen die beiden Nasenhöhlen einschiebt, diese also ziemlich seitlich neben das vordere Ende derselben gelagert sind. Die betreffenden Bildungen weichen aber späterhin bald darin von einander ab, dass bei den Tritonen das Gehirn zwar weiter nach hinten gedrängt wird, aber immer nur häutig gegen den Internasalraum abgeschlossen bleibt, während bei der Anure eine Neubildung, das septum, den Intertrabecularraum ersetzt und die Nasenhöhlen neben und in den früheren Ethmoidalschlitz nach hinten auswachsen: doch bleibt bei Pelobates noch eine Andeutung des früheren Zustandes darin zurück, dass man mit dem vordern Ende des Schädels auch zugleich immer die hinteren Enden der Nasenhöhlen in einem Frontalschnitte zu sehen bekömmt und dass die von secundären Knorpeln abgeschlossenen Canäle für die nervi olfactorii besonders lang sind. Salamandra zeigt als Larve dieselben Verhältnisse, wie die Tritonen. Später bildet sich bei dieser Urodele durch Verwachsung der inneren Seite der Trabekeln ein vorderer knorpliger Abschluss der Schädelhöhle, der aber zugleich zwischen den hinteren Enden der Nasenhöhlen ge-

---

Artbildungen zwischen ihnen liegen: aber ebenso folgt daraus, dass man bei zwei weit von einander entfernten Organismen auf tief greifende Abweichungen in der Ontogenese zu rechnen hat. Ich will die nahe liegenden Folgerungen hier nicht weiter ausspinnen und nur für unsern Fall noch anführen, dass bei nahe verwandten Gruppen die Aenderungen der Ontogenese in verhältnissmässig späte Stadien fallen müssen, so dass man bei diesen immer mehr Aehnlichkeiten finden wird, je frühere Stadien man mit einander vergleicht und dass man bei zwei Formen, wie Anuren und Urodelen, von denen die letztere der Stammform augenscheinlich ähnlicher geblieben ist, mit Vortheil ein Entwicklungsstadium der ersten mit dem ausgebildeten der anderen vergleichen kann.

legen ist. Ich bin geneigt, dies für den ersten Ansatz zur Bildung einer knorpligen Nasenscheidewand, wie sie sich bei den Anuren findet, zu halten, denn dort entsteht der hintere Theil des septums ebenfalls aus der Commissur der Trabekeln. Bei Rana ist die Entwicklung eine directere. Der Intertrabekularraum ist hier zwar auch noch eine Zeit lang vorhanden, der Ethmoidalschlitz aber wird vorn schon sehr früh durch einen Pfeiler begrenzt, der aus der Commissur der Trabekeln herauswächst und theils selbst in das Nasenseptum übergeht theils dasselbe aus seinem vordern Rande zwischen die Nasenhöhlen hinein hervorwachsen lässt; ein Fenster in der vordern Wand des Ethmoidalschlitzes, wie bei Pelobates ist nie vorhanden. Auch der hintere Abschluss der Nasenhöhlen geschieht hier früher und directer als bei Pelobates. Die Knoblauchkröte hat nach Gegenbaur auch in der Bildung des carpus ursprünglichere Verhältnisse erhalten, als der Frosch. Sehr befremdend ist für den ersten Augenblick die bei den untersuchten Anuren ganz von der bei Triton gefundenen abweichende Bildung der eigentlichen Nasenkapseln Dort wachsen dieselben beinahe in der ganzen Länge der Trabekeln aus dem obern und äussern Rande derselben nach den Seiten aus; hier bilden sie sich, auch abgesehen von dem den Urodelen überhaupt mangelndem septum, ganz ohne Zusammenhang mit den Trabekeln und von ihnen abgeleiteten Theilen. Bei näherer Ueberlegung ergibt sich aber bald, welche Umstände bei den Anuren eingewirkt haben, um in dem Bildungsgange der Nasenknorpel so tiefgreifende Veränderungen herbeizuführen. Es ist dies offenbar die Einschiebung einer langen Larvenperiode in die Entwicklung, in welcher das Thier eine ganz besondere Ernährungsweise einhält, die besondere Organe, namentlich Kauapparate und eine entsprechende Veränderung im Bau des Darmcanales erfordert. Diese provisorischen Kauapparate, die Hornkiefer der pflanzenfressenden Anurenlarven, bedürfen aber wiederum nicht blos eigener Stützknorpel und eines eigenen Muskelapparates, sondern üben auch auf die Gestaltung des Primordialschädels der Larve grossen Einfluss aus; der Orbitalfortsatz des Pterygopalatinbalkens, die eigenthümliche Stellung und Stärke des letzteren und vor allem die bei den Anuren verhältnissmässig mächtiger als bei den übrigen Wirbelthieren entfalteten freien Theile der Trabekel sind theils Neubildungen, theils Veränderungen vorhandener Theile, die zu dem Aufbau des Froschschädels entweder gar nicht, oder wenigstens nicht in ihrer specifisch larvalen Form, Lage und Grösse verwendet werden: sie

müssen deswegen während der Metamorphose entweder ganz schwinden, oder entsprechende Reductionen erleiden. Die Ausbildung der eigenthümlichen Larvenorgane wirkt aber an vielen Stellen auch geradezu hemmend und verändernd auf die sich ausbildenden definitiven Theile des Froschkopfes ein. Die Nasenhöhlen der Larve sind in ihrer räumlichen Ausdehnung von vorn, aussen und hinten durch die Knorpel und Muskeln der Hornkiefer beschränkt, während dieselben bei den Urodelen schon in der frühesten Periode sich von der Schnauzenspitze bis an das vordere Ende der Schädelhöhle hin erstrecken; mit dieser Beengung hängt offenbar die Faltenbildung der vordern Wand zusammen, durch welche die oben beschriebenen drei vordern Blindsäcke in der Nasenhöhle der Anuren entstehen: in gleicher Weise die grosse Entfernung der äusseren Nasenöffnung vom Kieferrande und das nachträgliche Auswachsen der Nasenhöhlen über die hintere Grenze der Choanen hinaus. Je grösser die Larve im Verhältniss zum erwachsenen Thiere ist, um so mehr werden, wie schon angeführt, ihre provisorischen Organe in die Ausbildung der definitiven verändernd eingreifen. Bei Pelobates werden daher die Riechsäcke nicht blos an ihren vordern Enden gefaltet, sondern kommen auch seitlich neben die kolossalen Trabekel zu liegen, anstatt über dieselben hinwegzuziehen. Damit steht nicht im Widerspruche, dass sich bei Pelobates am vorderen Ende des Schädels ursprünglichere Verhältnisse erhalten haben als bei Rana, denn dieser Theil steht in keiner Beziehung zu Larvenfunctionen. Der zu einer neuen Function zur Stützung des Kauapparates weiter entwickelte vordere Theil des Trabekels ist aber offenbar nicht mehr in der Lage in derselben Weise die Nasenknorpel aus sich herauswachsen zu lassen, wie bei den Urodelen, wohl aber ist noch dasselbe Gewebe vorhanden, das im Anschlusse an den unteren und oberen Rand desselben um die Nasenhöhlen herum verknorpelte, ich meine das Spindelzellengewebe, welches in diesem Stadium die Nasenhöhlen umzieht; die Verknorpelung desselben tritt nur viel später auf und ist von den eigenartig weiter entwickelten Trabekularknorpeln losgelöst. Ein ganz ähnliches Verhältniss hat Hertwig (l. c. pag. 141 ff.) für die Bildung der Deckknochen der Mundhöhle und ihre Beziehungen zu Zähnen bei den Amphibien nachgewiesen; während vomer, palatinum und operculare bei den Urodelen sehr frühzeitig aus Zähnen entstehen, bilden sich die gleichen Knochen bei den Anuren nicht blos viel später, sondern auch ganz unabhängig von

Zahnanlagen und in viel tieferen Schichten. Die Ursache dieser »Fälschung und Abkürzung« der Entwicklungsgeschichte findet Hertwig ebenfalls in der Einschiebung des langen Larvenlebens mit der Ausbildung seiner specifischen Organe. Die veränderten Trabekel werden bei den Anuren in der ganzen vorderen Hälfte der Nase für den Aufbau der Knorpelkapseln sogar ganz unbrauchbar und fallen in Folge dessen der Resorption anheim. Nur im hinteren Theile, der, wie leicht begreiflich, viel weniger stark von der Ausbildung der Hornkiefer beeinflusst wird, erhalten sie sich und betheiligen sich dauernd an der Bildung der Scheidewand und des Bodens der Nasenhöhle. Schon bei Triton war die Nichtbetheiligung des vordern Endes der Trabekeln an der Bildung der Nasenkapsel angedeutet. Nach Berücksichtigung der angeführten von den Anuren erst erworbenen Veränderungen ist es leicht, die speciellen Homologien in der regio ethmoidalis für beide Amphibienfamilien durchzuführen; nur ist das septum als eine von den Anuren neuerworbene Bildung davon auszuschliessen. Man muss bei der Vergleichung auf ein Larvenstadium zurückgehen, bei welchem die Trabekel und die knorplige Wand des oberen Blindsackes die Innenwand jeder Nasenhöhle bilden. Der rundliche grössere Abschnitt des vordern Theils der Nasenhöhle der Tritonen bis zur Einmündung des Thränencanals ist nach dem vorigen den 3 vorderen Blindsäcken der Anuren zusammen, welche nur durch Faltenbildung in Folge der Beschränkung des Raumes durch die Larvenorgane entstehen, zu homologisiren. Die seitliche Ausbuchtung des oberen Blindsackes finde ich in der seichten seitlichen Ausweitung des vorderen Theils der Nasenhöhle bei den Tritonen wieder, welche ebenfalls eine Verlängerung des Einführungscanals darstellt und nach hinten zur Einmündungsstelle des Thränencanales führt. Der hintere Abschnitt der Nasenhöhle besteht bei Tritonen wie auch bei Anuren aus der eigentlichen Nasenhöhle und der Kieferhöhle. Die erstere zeigt bei den Urodelen einen weiten, rundlichen, dem septum anliegenden Theil, der sich nach aussen zur Kieferhöhle zu verschmälert. Letzterer Abschnitt ist beim Frosche wohl auch in Folge der seitlichen Verengung des Nasenraumes mehr unter den oberen geschoben; bei Larven ist dies, was ich noch nicht erwähnt habe, viel auffälliger, als beim erwachsenen Thiere. Die knorplige Auskleidung der Nasenhöhlen der Tritonen zeigt grosse Uebereinstimmung mit der einer Pelobateslarve in dem besprochenen Stadium. Am besten gelingt die Vergleichung mit Triton cristatus. Die Innenwand der Nasen-

höhle ist bei beiden knorplig geschlossen, unten durch den Trabekel oben durch einen eigenen Nasenknorpel, der sich bei Pelobates diesem nur anlegt, bei Triton mit ihm verschmolzen ist; bei beiden tritt das vorderste Ende des Trabekels aus der Seitenwand der Nasenhöhle heraus, deren vordere Kuppel von Eigenknorpeln umgeben ist, und bei den Anuren durch Faltung des vorderen Theiles der Nasenhöhle eine entsprechende Complication der Knorpelbildung zeigt. Von dem vorderen Theile der knorpligen Decke läuft eine schiefe Knorpelspange (*sch* nach hinten, welche die hintere und obere Umgrenzung der Lücke, die vorn die apertura externa, hinten die Einmündung des Thränencanals enthält, begrenzt; an ihrem untern Ende verbindet sie sich mit einer Knorpelspange, die mehr im untern äussern Umfange der Nasenhöhle — die Details sind natürlich nicht gleich — hinläuft zu einer Platte (*p*, die breit in der Seitenwand der Nasenhöhle nach hinten zieht und die hintere knorplige Umgrenzung der Nasenhöhle erreicht (wenigstens bei Larven von Pelobates). Bei den Tritonen bleibt die Aussenwand der Kieferhöhle stets im vordern Anfange, bei den Anuren in ihrer ganzen Länge von Knorpel frei. Es ist unnöthig, die Homologien noch weiter ins einzelne zu verfolgen. Während bei den Anuren der vorderste Theil des Trabekels der Resorption verfällt, erhält sich derselbe bei den Urodelen dauernd und reicht bis in den Winkel zwischen Gaumen- und Gesichtsplatte des intermaxillare. Während der Resorption des Trabekels bildet sich aber bei ersteren auf seiner Oberfläche ein Ersatz aus, der Wiedersheim'sche Fortsatz, welcher zusammen mit einem Knorpelfortsatze des den Anuren eigenthümlichen Nasenflügelknorpels eine feste Stütze für das intermaxillare abgibt. Letzteres besitzt bei den Anuren nicht mehr den sagittalen Fortsatz, der bei den geschwänzten Lurchen in der Zwischenkieferspalte befestigt war; nur die rudimentäre Scheidewand, welche bei Rana, wie ich oben beschrieben, vom äusseren Rande des Nasalfortsatzes des intermaxillare herabsteigt und von dem Raume vor der Nase jederseits einen seitlichen Abschnitt abtheilt, scheint eine Andeutung davon zu sein. Die oft durchgeführten Homologien der Deckknochen will ich nicht noch einmal aufstellen; nur die gleiche Benennung des fronto-lacrimale der Urodelen und der cornets der Anuren habe ich noch zu rechtfertigen. Beide Knochen liegen an derselben Stelle der Aussenwand der knorpligen Nasenkapsel, am vordern Rande der Platte (*p* zwischen nasale und maxillare. Es fällt dabei nicht ins Gewicht, dass der Knochen bei

den Anuren bis zur hintern Umgrenzung der apertura externa reicht, während er bei den Urodelen weit davon entfernt bleibt, denn dies hängt offenbar mit der Verschiebung zusammen, die die äussere Nasenöffnung der ersteren erfahren hat. Am wichtigsten ist das übereinstimmende Verhalten zum Anfange des Thränennasenganges, der bei beiden Amphibienfamilien durch einen Canal des Knochens unter die äussere Haut gelangt. Die complicirtere Form des lacrimale der Anuren hängt wieder mit der Faltenbildung im ganzen vorderen Theile der Nase bei diesen zusammen. Die Homologie der glandula intermaxillaris der Anuren und der Urodelen ist wohl noch nicht angefochten worden. Die Beschränkung der Drüse bei den ersten auf den Raum vor den Nasenhöhlen steht zu dem Auftreten einer neuen Formation, des septums, in Beziehung. Das Eindringen der Schläuche der intermaxillaris durch das Loch für den Gesichtsast des trigeminus in den unteren Blindsack, wie es sich vielfach vorfindet, scheint noch ein Streben nach ihrem alten Verbreitungsbezirke hin zu sein. Die untere Nasendrüse der Anuren entspricht wenigstens histologisch der Drüse, welche sich bei den Tritonen am Boden im hintern Umfange der Nasenhöhle findet; der oberen Nasendrüse vielleicht diejenige, welche sich unter dem bindegewebigen Wulste an der Aussenwand der Nase bis zur Einmündung des Thränencanals hinzieht.

Der Thränencanal zeigt bei beiden Familien in Bezug auf die Stelle, an welcher er aus der Nasenhöhle austritt, vollständige Uebereinstimmung, es ist der Vorderrand der Platte (*p*); bei beiden mündet er in eine Ausbuchtung der Aussenwand, welche in der Verlängerung des Einführungscanales nach hinten liegt, läuft an der Aussenwand der Knorpelplatte (*p*) zwischen maxillare und nasale nach hinten, tritt etwas früher oder später durch das lacrimale und mündet zweigetheilt bei den Urodelen im innern Augenwinkel, bei den Anuren am freien Rande des unteren Lides aus. Es ist bekannt, dass die Ausmündungsstelle des Thränencanals auch in andern Classen bei Angehörigen derselben Gruppe variirt. Auch die Bildung des Thränencanales ist bei beiden Amphibienfamilien ganz identisch; nur in der Art und Weise der Verbindung desselben mit der Nasenhöhle scheinen sie von einander abzuweichen. Das Herabwandern an den Einführungsgang hat sich vielleicht bei den Anuren, begünstigt durch die Verschiebung der Nasenöffnung, weit nach rückwärts gerade über die spätere Einmündungsstelle des Thränencanales, als Folge der tiefen Lage dieser ausgebildet.

Es sind nun für die geschilderten, aus einander ableitbaren Verhältnisse der regio ethmoidalis bei den beiden Amphibienfamilien Anknüpfungspuncte an ältere Bildungen zu suchen. Für den ursprünglichsten Zustand der genannten Theile bei den Amphibien werden wir den halten, welcher der im ganzen niedrigeren Gruppe eigen ist und auch bei einzelnen Arten der höher differenzirten embryonal wiederkehrt. Es ist das die Anordnung, dass die über und nach aussen von den freien Enden der Trabekel gelegenen Nasenhöhlen mehr seitlich, als gerade vor dem Schädel liegen, während dieser sich mit einem nur bindegewebig verschlossenem Loche in den Zwischenraum zwischen dieselben Internasalraum öffnet. Die Aehnlichkeit dieses Verhältnisses mit der Anordnung der Theile, wie sie bei den Selachiern allgemein verbreitet ist, fällt ins Auge. Auch bei diesen ist der Verschluss der Schädelhöhle nach vorn zu nur häufig Präfrontallücke und man braucht sich nur die Nasenkapseln, welche stark seitlich vom vorderen Ende des Schädels liegen, vor demselben einander genähert zu denken, um die Aehnlichkeit der Verhältnisse ins volle Licht zu stellen. Der vorderste Theil des Schädels der Selachier zeigt auch zwei seitliche Spalten für die Riechnerven, wie sie sich bei den Amphibien finden: nur werden dieselben bei den Tritonen durch das Zurückgehen der Schädelhöhle später grösstentheils in den Bereich des Internasalraums gezogen. Bei Pelobates wird der Ethmoidalschlitz, welcher vorn auch eine der Präfrontallücke homologe Oeffnung zwischen den verschmolzenen Trabekeln besass (c. Fig. 6), in directer Verlängerung der Schädelhöhle lag und durch seine seitlichen Spalten die Riechnerven zu den neben ihm liegenden hinteren Enden der Nasenhöhlen treten liess, sehr bald stark verändert. Die Präfrontallücke schliesst sich knorplig und der dadurch gebildete Pfeiler wächst nach hinten zu einem septum des Ethmoidalschlitzes aus und verbindet sich nach vorn mit dem septum der Nasenhöhlen. Diese nehmen sich nach hinten verlängernd den Raum neben ihm zum grössten Theil in Anspruch, während durch secundäre Verknorpelung eine vordere quere Wand für die Schädelhöhle gebildet wird, in welcher sich die Canäle für den Durchtritt des olfactorius und des Nasalastes des trigeminus finden. Doch erhält sich bei Pelobates immer in so fern ein ursprünglicheres Verhältniss, wie bei Rana, als der vorderste Theil der Schädelhöhle etwas zwischen die hintern Enden der Nasenhöhlen hineinragt. Im weiteren Verlaufe des Umbildungsprocesses von den Selachiern

aufwärts macht sich immer mehr das Bestreben geltend, die Nasenhöhlen aus ihrer seitlichen Lage gerade vor die Schädelkapsel zu bringen. Damit wird zugleich der Internasalraum verengt und endlich zuerst unter Verschluss der Präfrontallücke durch Verwachsung der hinteren Enden der Trabekel mit ihren inneren Flächen, dann durch Ausbildung eines vollständigen septums ganz verschlossen. Den Gang dieses phylogenetischen Processes wiederholt in seinen Anfängen die Ontogenese von Salamandra, vollständiger die von Pelobates, während bei Rana die Ontogenese abgekürzter und directer geworden ist[1]).

In Bezug auf die Vergleichung mit höheren Typen will ich mich, da mir keine eigenen embryologischen Untersuchungen zu Gebote stehen, auf sehr weniges beschränken. Ich hoffe demnächst dieses Thema wieder aufnehmen zu können. Die allgemeinsten Verhältnisse der Nasenhöhlen, ihre Lage neben und über den freien Enden der Trabekel wiederholen sich bekanntlich in der Entwicklungsgeschichte aller höheren Wirbelthiere. Ob die Bildung des septums, welches zuerst bei den Fröschen auftritt, bei den höheren Typen in derselben Weise wie bei diesen vor sich geht oder nicht, vermag ich aus den Schilderungen der Autoren nicht mit Gewissheit zu vernehmen. Die von meinem Collegen Solger am Schlusse seiner »Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandungen und besonders zur Kenntniss der Nasenmuscheln der Reptilien« (Dieses Jahrbuch Bd. I) formulirten Fragen (pag. 192) über Entstehung und Bedeutung der Nasenmuscheln und muschelähnlichen Einwachsungen bei den höheren Wirbelthieren lassen sich von dem hier für die Amphibien beigebrach-

[1]) In Bezug auf Ausbildung und Lage der Deckknochen habe ich oben an mehreren Stellen betont, dass dieselben in ganz characteristischer Weise meist Lücken im Primordialkranium überziehen. Namentlich durch Hertwig ist die Abstammung der Deckknochen von Zahnbildungen der äussern Haut und der Mundschleimhaut auf das glücklichste und evidenteste dargethan worden. Es bleibt aber noch übrig, den Grund für die Localisationen der auf diesem Wege entstandenen Knochenbildungen, die wir als Individuen mit besonderen Namen bezeichnen, an ganz bestimmten Stellen aufzufinden; ich glaube, dass die Wahrnehmung, die sich mir bei der Untersuchung der Ethmoidalregion des Amphibienschädels unabweislich aufdrängte, dass die meisten Deckknochen gerade immer an den Lücken und dünnen Stellen des Primordialkraniums zuerst auftreten, einen deutlichen Fingerzeig gibt, worin man einen Grund für die bestimmten, immer wiederkehrenden Localisationen der Knochenbildungen zu suchen hat. Damit steht natürlich nicht im Widerspruche, dass die Verknöcherung häufig zuerst an den Rändern der die Lücken begrenzenden Knorpelspangen beginnt.

ten Materiale kaum beantworten. Nur die Anuren besitzen knorplig gestützte Einragungen in den Raum der Nasenhöhlen; ich glaube aber bewiesen zu haben, dass die Entstehung derselben als Folge der Ausbildung specieller Larvenorgane am leichtesten verständlich ist. Auch die Berücksichtigung der Beziehung dieser Einragungen zur Einmündung des Thränencanales hilft über den Zweifel nicht hinweg, denn dieselbe scheint hier eine ganz andere zu sein, als die der eigentlichen Nasenmuscheln bei den höheren Wirbelthieren.

Es erübrigt noch einiges über den Thränencanal der Amphibien im Vergleich zu der gleichnamigen Bildung der höheren Classen hinzuzufügen. Die Lage und die Wände desselben, wie sie oben weitläufig beschrieben wurden, sind mit denen der allgemein als Thränencanal anerkannten Organe so vollständig übereinstimmend, dass über die Homologie gar kein Zweifel herrschen kann. Man könnte mit Leichtigkeit sogar den Verlauf des Thränencanales beim Menschen auf den bei den Amphibien zurückführen. Um so frappanter ist der Unterschied in der Entwicklung. Der Thränencanal der Amphibien bildet sich durch Einwachsung und Abschnürung eines Epithelstreifens von der Nase bis zum Auge hin, der dann ein Lumen bekömmt und sich mit der Nasenhöhle in Verbindung setzt; der Thränencanal der höhern Typen ist, wie in vollständiger Uebereinstimmung alle Autoren seit Coste berichten, »ursprünglich eine Furche zwischen dem äussern Nasenfortsatze und dem Unterkieferfortsatze, die in zweiter Linie zum Canale sich schliesst.« Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1. Aufl. 1861 pag. 299; ähnlich Manz im Handbuch der gesammten Augenheilkunde 2. Band. 1. Hälfte, pag. 55. Es scheinen freilich wenig neuere Untersuchungen mit Zuhülfenahme von Serien mikroskopischer Schnitte vorzuliegen. Sollte sich aber selbst diese Angabe bestätigen, so würde es doch nicht gegen eine Homologie der Bildungen sprechen. Wir haben in neuerer Zeit erfahren, dass die chorda dorsalis, gewiss ein bei allen Wirbelthieren homologes Organ, bei einer Anzahl von Fischen durch Einwachsung und Abschnürung eines Epithelstreifens und nicht, wie sonst überall, durch Schliessung einer Furche entsteht. Es scheinen derartige Unterschiede auf das Wesen des Processes nicht verändernden Abweichungen in der Wachsthumsintensität des Epithels und des Bindegewebes zu beruhen.

Breslau, Anfang September 1876.

Erklärung der Abbildungen.

In vielen Abbildungen wiederkehrende Bezeichnungen:

S Schädelhöhle,
N einfache Nasenhöhle,
K Kieferhöhle,
A äussere Nasenöffnung,
Ch Choane,
E Einführungsgang } der Nase,
Au Ausführungsgang }
on oberer Blindsack,
sn seitlicher Blindsack,
un unterer Blindsack,
an seitliche Ausstülpung des oberen Blinksackes,
Th Thränencanal,
Ep Epidermis,
C Cutis,
M Mundhöhle,
R Resorptionsspalten,
T Trabekel,
s septum,
d knorplige Decke,
b knorpliger Boden,
n Nasenflügelknorpel,
sch Spange, welche von der Decke der Nasenhöhle zur Seitenwand nach hinten herabzieht und
p die Knorpelplatte, die dieselbe nach hinten in der Seitenwand fortsetzt,
h Knorpelhaken, der bei Pelobates den äusseren Blindsack von innen und oben überdeckt,
ok Oberkieferfortsatz der Nasenkapsel,
w WIEDERSHEIM'scher Knorpelfortsatz,
v Fortsatz des Nasenflügelknorpels nach vorn,
li Ligament, das die unteren Ränder der Trabekel verbindet und
lo Ligament, das die oberen Ränder der Trabekel verbindet,
i os intermaxillare,
nn os nasale,
m os maxillare,
v vomer,
l lacrimale,
gni untere } Nasendrüse,
gns obere }
gi Intermaxillardrüse.

Tafel XXXIX.

Fig. 1—6 incl. sind nach Modellen gezeichnet, die nach Schnittserien in oben angegebener Weise hergestellt wurden; die Abbildungen sind erheblich, aber ungleichmässig verkleinert.

Fig. 1. Modell des vorderen Theils der Nasenhöhlen von hinten gesehen von einem ganz jungen Pelobates fuscus. Die Höhlen wurden mit Weglassung der Epithelien nachgebildet. Die schwarze Punctirung bezeichnet die Contouren eines weiter nach hinten gelegenen Schnittes auf das Bild aufgelegt, um zu verdeutlichen, in welcher Weise der Raum, in welchen die äussere Ausstülpung des oberen Blindsackes *an* und der seitliche Blindsack *as* zusammen nach hinten ausmünden, rückwärts abgeschlossen wird. Contour *a* bezeichnet das hinterste angeschnittene Ende dieses Raumes. Der Kreis *Th* den Durchschnitt des Thränencanales, in den sich dieser nach hinten verlängert, aus einem noch weiter nach rückwärts gelegenem Schnitte aufgezeichnet.

Fig. 2. Modell des vorderen Theiles der knorpligen Nasenkapsel desselben Thieres von hinten gesehen.

Fig. 3. Dasselbe von der Seite und etwas von vorn.

Fig. 4. Dasselbe Bild wie Figur 2 von einer Pelobates-Larve, deren hintere Extremitäten ungefähr $^3/_4$ ihrer definitiven Länge erreicht haben.

Fig. 5. Einsicht in den Ethmoidalschlitz einer Pelobates-Larve, mit plattenförmigen hinteren Extremitäten. *c* Präfrontallücke.

Fig. 6. Knorpelkapsel der Nase eines erwachsenen Triton cristatus von der Seite und etwas von vorn. Die Zahlen bezeichnen die im Texte näher beschriebenen Lücken. *r* Austrittsstelle des Trigeminusastes an der Innenwand *i*.

Tafel XL.

Fig. 7—22 sind Umrisszeichnungen, welche meist 15 Mal vergrössert unter dem Prisma angefertigt wurden. Braun sind überall die Knochen, schraffirt Epithelien und Drüsen, blau die Knorpel gehalten.

Das Dunkelblau bezeichnet stets Trabekeln oder von ihnen abgeleitete Knorpeltheile.

Das blau schraffirte in Fig. 10, 12 und 13 das sich in Knorpel umwandelnde intertrabekuläre Schleimgewebe.

Hellblau sind bei Pelobates nur die Eigenknorpel der Nase, bei Rana diese und das septum gehalten.

Fig. 7. Frontalschnitt durch den Kopf einer Pelobates-Larve mit plattenförmigen Extremitäten gleich hinter der apertura externa.

Fig. 8. Frontalschnitt durch den Kopf einer Pelobates-Larve, deren hintere Extremitäten $^3/_4$ ihrer späteren Länge erreicht haben.

Fig. 9. Dasselbe von einer etwas grösseren.

Fig. 10. Frontalschnitt durch die apertura externa bei einer Larve, welche eine vordere Extremität aus ihrer Hülle befreit hatte.

Fig. 11. Frontalschnitt vor der Nasenhöhle von derselben.

Fig. 12. Frontalschnitt durch den hintern Theil der Choane von derselben.

Fig. 13. Frontalschnitt durch die einfache Nasenhöhle von derselben.

Fig. 14. Frontalschnitt durch den Ethmoidalcanal von derselben. *a* Rachendrüse.

Fig. 15. Frontalschnitt durch den Kopf einer jungen Larve von Rana esculenta.
Fig. 16. Frontalschnitt einer Larve von Rana esculenta, welche eine vordere Extremität befreit hat.
Fig. 17. Frontalschnitt einer Larve von Rana esculenta mit beiden Extremitäten.
Fig. 18. Frontalschnitt durch den Ethmoidalcanal derselben Larve, wie bei Figur 15.
Fig. 19. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle einer Larve von Pelobates, deren Hinterbeine $^2/_3$ ihrer späteren Länge erreicht haben.
Fig. 20. Frontalschnitt durch den Kopf eines jungen Bombinator igneus.
Fig. 21. Frontalschnitt vor der Nasenhöhle durch den Kopf einer ausgewachsenen Rana esculenta.
Fig. 22. Frontalschnitt durch die Gegend der häutigen Scheidewand zwischen Internasalraum und Gehirn von einem erwachsenen Triton cristatus.
ps Parasphenoidale.
vp vomero-palatinum,
f frontale,
ge Gehirn,
o n. olfactorius.

Tafel XLI.

Fig. 23. Streifen von der Nase zum Auge von einer Pelobates-Larve mit vorderen Extremitäten bei geringer Vergrösserung und auffallendem Lichte.
ne nasales Ende.
na Augenende.
Fig. 24. Kopf einer Larve von Pelobates fuscus, deren Hinterbeine $^5/_6$ ihrer Länge erreicht haben, vergrössert.
Fig. 25. Kopf von Bufo cinnereus mit einer aus der hinteren Ausmündung des Thränencanales austretenden Borste. Das vordere Ende der behufs Sondirung abgeschnittenen Nase ist ergänzt.
Fig. 26. Durchschnitt des Thränencanals von Rana esculenta am Ende der Metamorphose.
st Stelle, an der der Verlauf der Cutisfasern gestört bleibt.
Fig. 27. Abschnürungsstelle des Thränencanals auf einem Frontalschnitte von einer ähnlichen Larve.
Fig. 28. Doppelte Anlage des Thränencanals in der Nähe des Auges bei Rana esculenta.
Fig. 29. Frontalschnitt des Kopfes eines Triton taeniatus von 30 Mm. Länge, um den Thränencanal in der Naht zwischen maxillare und lacrimale zu zeigen.
Fig. 30. Grosse Knorpelkapsel aus dem Trabekel einer Larve von Pelobates fuscus.
Fig. 31. In der Resorption begriffener Trabekel aus einem Frontalschnitte des Kopfes einer Rana esculenta.
Fig. 32. Stück aus der Nasenscheidewand einer Pelobates-Larve, etwa wie in Fig. 11.
Fig. 33. Resorptionsstelle im Trabekularhorn von Rana esculenta.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

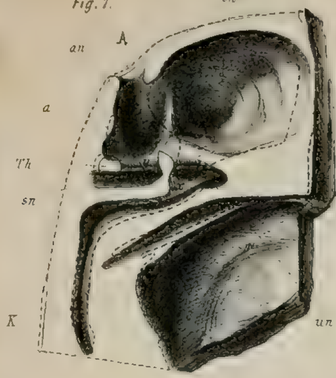


Fig 5

Fig 6

Fig 4

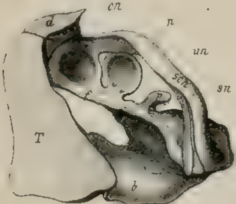


Fig 2

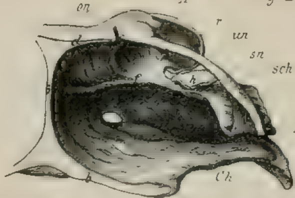


Fig 23

Fig 3

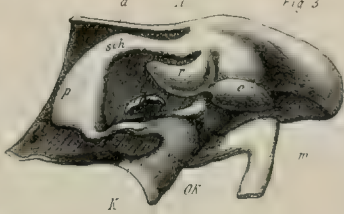


Fig 25

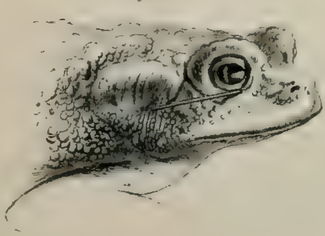
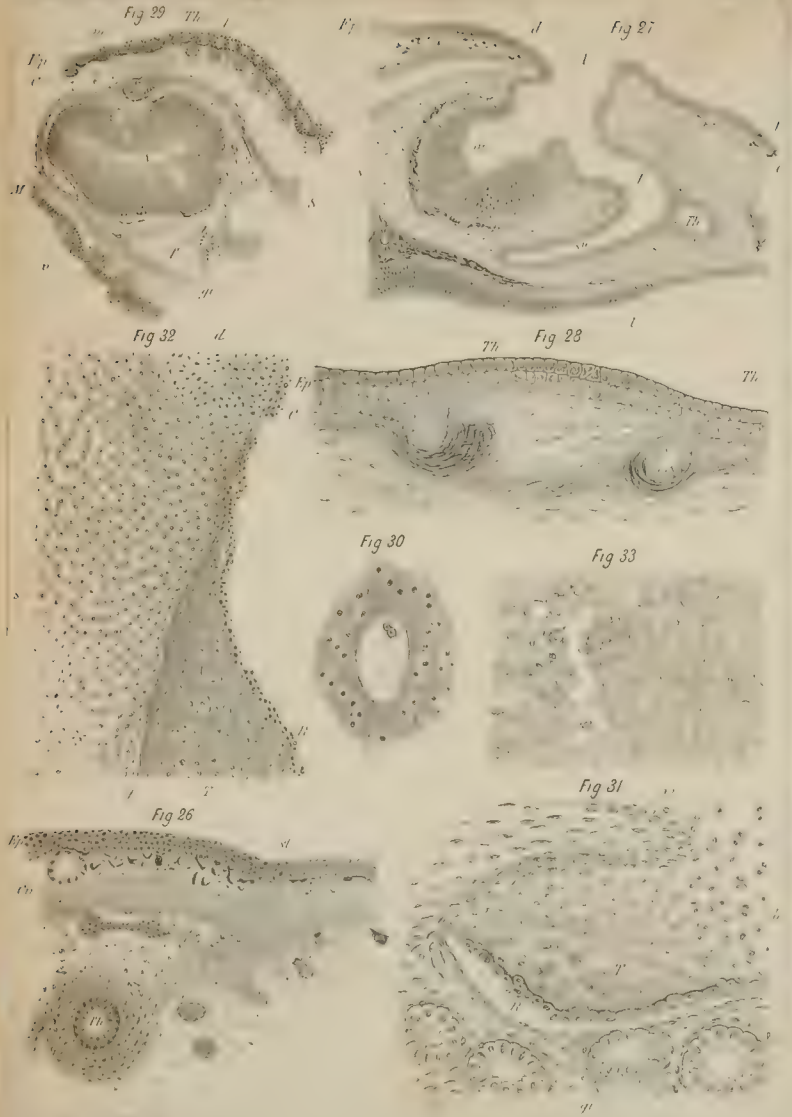


Fig 24

Strasser, Unverricht, Hübner, del.

G Bach, Leipzig

Fig 7
Fig 8
Fig 9.
Fig 10
Fig 11
Fig 12.
Fig 13.
Fig 14.
Fig 15
Fig 16
Fig 17
Fig 18
Fig 19
Fig 20
Fig 21
Fig 22



Sussmuth, Unvericht, Strasser, del Lith Anst v J G Bach, Leipzig

Morphologisches

JUN 1 2 1964
MAR 1 4 1968
APR 2 9 1970

AMNH LIBRARY
100130334